Tierzucht

Über den Einfluß von Inzucht und Selektion auf das Erbreinwerden von Tierbeständen.

Eine variationsstatistische Studie.

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Schlesischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Breslau

vorgelegt von

Ruth Gruhn, Studienassessorin
aus Opalenitza

Breslau 1939

VERLAG PAUL PAREY IN BERLIN SW 11.

Nicht im Buchhandel

Referent: Professor Dr. Krallinger.

Korreferent: Professor Dr. Feigl.

Examen rigorosum: 29. Juni 1938.

Gedruckt mit Genehmigung der Naturwissenschaftlichen Fakultät der Schlesischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Breslau.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

D 2

Veröffentlicht in: Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie,
Band 43, Heft 1.

Meinen lieben Eltern.

Inhalt: I. Aufgabenstellung. — II. Bisherige Arbeiten über das Gebiet. — III. Berechnung der prozentualen Zunahme der reinerbigen Individuen bei Geschwisterpaarung + Selektion für 1 Anlagenpaar — IV. Berechnung der prozentualen Zunahme der reinerbigen Individuen bei Selektion und Geschwisterpaarung + Selektion bei Zweifachspaltung. 1. Die prozentuale Zunahme der Homozygoten bei Selektion nach den Dominantphänotypen. 2. Die prozentuale Zunahme der Homozygoten bei Geschwisterpaarung + Selektion. — V. Berechnung der Wahrscheinlichkeit für Homozygotie von Dominanttypen bei Zweifachspaltung. 1. Anpaarung des zu prüfenden Tieres an die rezessive Form. 2. Anpaarung des zu prüfenden Tieres an in beiden Faktorenpaaren als sicher erkannte Heterozygote. 3. Anpaarung des zu prüfenden Tieres an eigene Nachkommen. 4. Anpaarung des zu prüfenden Tieres an seine Vollgeschwister. — VI. Zusammenfassung. — Schrifttum.

I. Aufgabenstellung.

Das Interesse an der Frage der Erreichung homozygoter Tierbestände ist ein zweifaches: einmal von seiten der Vererbungswissenschaft, zum anderen von seiten der Tierzuchtpraxis. Die Vererbungswissenschaft und die Tierzuchtwissenschaft stellen sich u. a. die Aufgabe, die Ursachen der tierischen Leistungen zu erforschen und insbesondere ihren Erbgang klarzulegen. Eine Faktorenanalyse der tierischen Leistungen kann aber nur dann erfolgreich durchgeführt werden, wenn man den Einfluß, der sowohl durch die Umwelt als auch im Körper selbst liegende Ursachen bedingt ist, kennt. Letztere Aufgabe kann aber auch nur wieder gelöst werden, wenn die Untersuchung von genotypisch einheitlichem, bekanntem Tiermaterial ausgeht.

Das Endziel der praktischen Züchtung sind ausgeglichene, erblich nicht variierende Nachkommenfamilien von hoher Lebensleistung und guter Form auf bodenständiger Grundlage. Dies kann nur durch Steigerung der Erbreinheit in den erwünschten Leistungsanlagen erreicht werden. Von den Züchtern wird vielfach die Kreuzung von Tieren reiner Rassen als von wirtschaftlichem Vorteil angesehen. Es ist aber auch nur dann, wenn die Ausgangsrassen hochgradig homozygot sind und ihre Genotypen in bestimmtem Verhältnis

zueinander stehen, ein Luxurieren der Bastarde zu erwarten. Nicht unerwähnt soll bleiben, daß nicht nur die Tierzucht an der Frage der Erreichung homozygoter Bestände interessiert ist. Sie ist ebenso für die Pflanzenzüchtung wie auch für jeden experimentell arbeitenden Biologen von großer Wichtigkeit.

Die Wege, die zur Erreichung homozygoter Tierbestände führen, sind die Selektion und die Inzucht. Die Selektion allein kommt praktisch für die Erzüchtung reinerbiger Bestände nicht in Frage, da die prozentuale Zunahme der Homozygoten jeweils sehr gering ist. Nach Jennings sind, 1 Anlagenpaar betrachtet, 198 Generationen notwendig, damit die Herde zu 99% aus reinerbigen Individuen besteht. Die Frage kann auch nicht lauten, wieviel Generationen Verwandtschaftspaarung jeweils notwendig sind, um einen zu 99% homozygoten Tierbestand zu erhalten. Verwandtschaftszucht allein gibt es nur theoretisch, nicht praktisch. Die natürliche Auslese spielt überall und die menschliche Auslese besonders bei Haustieren und Kulturpflanzen eine wichtige Rolle. Alles Leben vollzieht sich im Flusse des Selektionsgeschehens. Der Züchter schließt alle seinem Zuchtziel nicht entsprechenden Tiere möglichst von der Fortpflanzung aus. Es ist daher zu erwarten, daß in Wirklichkeit der Prozentsatz der reinerbigen Tiere bei nachweislich feststehendem Inzuchtgrad höher ist, als er durch einen der üblichen Inzuchtkoeffizienten angezeigt wird. Will man daher ein möglichst getreues Abbild der Wirklichkeit haben, dann muß man die Frage so stellen: Wie arbeiten Inzucht und Selektion zusammen, um eine zu 99% aus reinerbigen Tieren bestehende Herde zu erhalten? Die engstmögliche Verwandtschaftspaarung ist die Geschwisterpaarung. Es soll in der vorliegenden Arbeit versucht werden, die prozentuale Zunahme der Homozygoten bei Geschwisterpaarung unter gleichzeitiger Selektion nach dem Dominantphänotyp für ein und zwei Anlagenpaare zu ermitteln.

II. Bisherige Arbeiten über das Gebiet.

Das bisher über die mathematischen Grundlagen des Inzucht- und Selektionsgeschehens vorhandene — zum größten Teil amerikanische — Schrifttum befaßt sich fast ausschließlich entweder mit der Verwandtschaftspaarung oder mit der Selektion. Die ersten, die sich überhaupt mit dem Problem beschäftigten, sind Pearl und Jennings (1914). Pearl kam es im wesentlichen darauf an, ein Maß für die Stärke, mit der das einzelne Individuum ingezüchtet ist, zu schaffen. Er führte zur Darstellung des Verwandtschaftsgrades den Inzuchtkoeffizienten Z ein. Pearl's Inzuchtkoeffizient stellt für jede Generation den Prozentsatz des Ahnenverlustes dar. Es ist

$$Z_n = \frac{100\,(p_{n+1} - q_{n+1})}{p_{n+1}},$$

dabei bedeutet Z_n den Inzuchtkoeffizienten in bezug auf die $(n+1)$te Ahnenreihe, p_{n+1} die maximal mögliche Zahl von Ahnen in der $(n+1)$ten Generation und q_{n+1} die tatsächlich vorhandene Zahl von Ahnen in der $(n+1)$ten Generation. Dieser Inzuchtkoeffizient sagt aber nichts aus über Beziehungen, die zwischen der väterlichen und mütterlichen Seite des Probanden bestehen können und erfaßt nicht jene zahlreichen Inzuchtfälle, in denen derselbe Ahn in verschiedenen Ahnenreihen vorkommt. Er kann sogar ein falsches Bild von dem Inzuchtgrad eines Individuums geben. Man kann z. B. zwei völlig fremde Individuen, die ihrerseits aus fortgesetzter Bruder-Schwesterpaarung hervorgegangen sind, miteinander paaren. Dann ergibt sich für den Nachkommen — der also selbst nicht ingezüchtet ist — infolge der Anhäufung der Ahnen in der väterlichen und der mütterlichen Linie ein sehr hoher

Inzuchtkoeffizient. Pearl sah selbst, daß sein Maß noch einer Korrektur bedarf; er führte daher noch den Verwandtschaftskoeffizienten K ein, welcher den Verwandtschaftsgrad der Eltern berücksichtigt. K gibt die gemeinsamen Ahnen in der väterlichen und mütterlichen Linie in Prozent der größtmöglichen Zahl gemeinsamer Ahnen an.

Beide Koeffizienten gemeinsam — Inzucht- und Verwandtschaftszuchtkoeffizient — stellen wohl ein quantitatives Maß der Inzucht bei verschiedenen Paarungssystemen dar; sie sagen aber nichts aus über die wahrscheinliche erbliche Konstitution der Keimzellen eines Individuums, welches aus einem gegebenen Inzuchtsystem hervorgeht.

Jennings dagegen berechnet sowohl für die Selektion als auch die Verwandtschaftspaarung die relative Häufigkeit der verschiedenen Genotypen bei Monohybridspaltung. Für die Selektion geschieht die Ableitung mit Hilfe der Kombinationsrechnung, und für den Fall der Selektion nach Dominantphänotypen gelangt Jennings für die verschiedenen Genotypen zu folgenden Berechnungsformeln:

$$AA = \left(\frac{n+1}{n+2}\right)^2; \quad Aa = \frac{2(n+1)}{(n+2)^2}; \quad aa = \left(\frac{1}{n+2}\right)^2$$

$n = 1$ bedeutet dabei die F_3-Generation. Hier geht er über ein Anlagenpaar hinaus und stellt auch für den Fall, daß 2 Anlagenpaare vorliegen und die Selektion nach den Dominantphänotypen des ersten Faktorenpaares erfolgt, Formeln auf, nach denen die Klassenzusammensetzung in den einzelnen Generationen berechnet werden kann. Für die Verwandtschaftspaarung rechnet Jennings auf rein numerischem Wege die Klassenzusammensetzung in den einzelnen Generationen aus; er gelangt dabei zu einem System von Reihen, aus dem sich die relativen Häufigkeiten der Genotypen durch die verschiedensten Kombinationen berechnen lassen. Die von Jennings für die Geschwisterpaarung aufgestellten Reihen sind

$$AA = \frac{J_n}{B_{n+1}}; \quad \frac{1}{4}, \frac{2}{8}, \frac{5}{16}, \frac{11}{32}, \ldots$$

$$Aa = \frac{F_{n+1}}{B_n}; \quad \frac{1}{2}, \frac{2}{4}, \frac{3}{8}, \frac{5}{16}, \ldots$$

$$aa = \frac{J_n}{B_{n+1}}; \quad \frac{1}{4}, \frac{2}{8}, \frac{5}{16}, \frac{11}{32}, \ldots$$

F_n durchläuft die Fibonaccische Reihe, bei der jede Zahl die Summe der beiden Vorangehenden ist. Die Nenner B_n aller drei Reihen sind Potenzen von 2 und J_n ist bestimmt durch die Beziehung $J_n = B_n - F_{n+1}$. Während B_n sofort für beliebige n angegeben werden kann, ist für F_n die Kenntnis der beiden vorhergehenden Glieder notwendig. Hier knüpft Robbins an, geleitet von dem Bestreben, auch für die Fibonaccireihe sofort den n-ten Ausdruck angeben zu können. Dies gelingt ihm leicht durch Lösung der homogenen Differenzengleichung $F_n - F_{n-1} - F_{n-2} = 0$. Anschließend versucht Robbins, die Ergebnisse für Geschwisterpaarung allgemein abzuleiten. Er betrachtet dabei die relative Häufigkeit der verschiedenen möglichen Paarungstypen in der n-ten Generation und stellt für diese ein System von Differenzengleichungen auf. Durch Lösung dieses Gleichungssystems kennt er die relative Häufigkeit der verschiedenen Paarungstypen in der n-ten Generation und errechnet danach die relative Häufigkeit der verschiedenen Genotypen. Er erhält

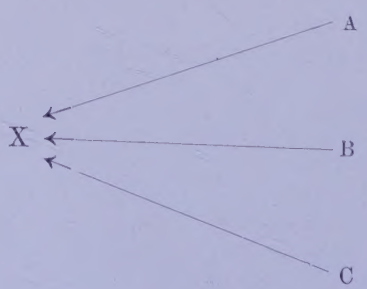
$$AA = \frac{1 + K_2}{2} - \frac{\sqrt{5}}{2 \cdot 4^{n+1}} [K_3 (1 + \sqrt{5})^{n+1} - K_4 (1 - \sqrt{5})^{n+1}]$$

$$Aa = \frac{\sqrt{5}}{4^{n+1}} [K_3 (1 + \sqrt{5})^{n+1} - K_4 (1 - \sqrt{5})^{n+1}]$$

$$aa = \frac{1 - K_2}{2} - \frac{\sqrt{5}}{2 \cdot 4^{n+1}} [K_3 (1 + \sqrt{5})^{n+1} - K_4 (1 - \sqrt{5})^{n+1}]$$

K_2, K_3, K_4 sind Konstante, die sich aus den Anfangsbedingungen ergeben. Auf den Fall angewendet, den Jennings betrachtet hat, ergeben sich die gleichen Resultate. Ferner überträgt Robbins diese Art des Vorgehens auf eine Verknüpfung von 2 Zuchtverfahren: Geschwisterpaarung + Gattenwahl; das heißt, es findet nur Paarung zwischen den Trägern der Dominantanlagen und Paarung zwischen den Trägern der Rezessivanlagen statt. Dieser letztere Fall ist aber für die tierzüchterische Praxis von nur geringem Interesse. Rezessivanlagen bilden zum größten Teil die Grundlage für schlechte Konstitution, verminderte Wüchsigkeit, verringerte Widerstandsfähigkeit, herabgesetzte Fruchtbarkeit usw. Es werden daher die Träger der Rezessivanlagen, sofern sie nicht schon der natürlichen Auslese unterliegen, vom Züchter besonders häufig von der Fortpflanzung ausgeschlossen. Werden Rezessivtiere dennoch zur Zucht ausgelesen, so bilden sie sofort einen züchterisch in der betreffenden Rezessivanlage konsolidierten (reinerbigen) Bestand. Das gleiche gilt von dem von Haldane behandelten Fall der schwachen Selektion.

Ausführlich hat sich Wright mit den verschiedensten Arten der Verwandtschaftspaarung befaßt. Er geht dabei von folgender Überlegung aus: Es kommt nicht darauf an, daß man ein quantitatives Maß für die Stärke der Inzucht bei einem Individuum hat (Pearl), als vielmehr darauf, daß man ein Maß für den Grad der Übereinstimmung der vielen Gameten des Einzeltieres hat. Wright's Inzuchtkoeffizient ist danach durch den Korrelationskoeffizienten der sich vereinigenden Gameten gegeben. Zur Bestimmung des Korrelationskoeffizienten führt Wright den „Pfadkoeffizienten" ein. Dieser soll ein Maß für den Einfluß jeder Ursache auf die Wirkung sein. Eine Wirkung X hat zum Beispiel die Ursachen A, B, C; dann wird der Einfluß,



der allein der Ursache A zuzuschreiben ist, durch den Pfadkoeffizienten längs des Weges $A \rightarrow X$ gemessen. Zur Bestimmung des Einflusses längs eines gegebenen Weges macht Wright nun folgende Annahme: Der direkte Einfluß längs eines gegebenen Weges kann durch die Streuung gemessen werden, welche in der Wirkung zurückbleibt, wenn die Einflüsse längs aller anderen Pfade eliminiert sind und der Einfluß der Ursachen rückwärts von dem gegebenen Pfad so groß als nur immer möglich gehalten wird, ungeachtet

ihrer Beziehungen zu den anderen Variablen, welche konstant gehalten wurden. Der Pfadkoeffizient des Weges $A \rightarrow X$ ist definiert durch die Gleichung

$$p_{X,\,A} = \frac{\sigma_{X,\,A}}{\sigma_X}$$

dabei bedeutet $\sigma_{X,\,A}$ die Standardabweichung von X, die auf die Ursache A zurückzuführen ist und σ_X ist die gesamte Standardabweichung von X. Und der Korrelationskoeffizient zwischen zwei Variablen ist gleich der Summe der Produkte der Pfadkoeffizienten längs aller Wege, durch welche die Variablen verbunden sind.

Dies sind die wesentlichsten Sätze, auf Grund deren nun Wright die Korrelation der sich vereinigenden Gameten berechnet.

Bedeutet f die Gametenkorrelation des Probanden, f_s die Korrelation zwischen den Gameten väterlicherseits, f_D die Korrelation zwischen den Gameten mütterlicherseits, r_{SD} die Gattenkorrelation, dann ergibt sich nach Wright

$$f = {}^1/_2\, r_{SD} \sqrt{(1 + f_S)(1 + f_D)}.$$

r_{SD} berechnet sich nach $\Sigma p_{SA}\, p_{DA}$, wobei A ein gemeinsamer Ahne (Ursache) väterlicher- und mütterlicherseits ist. Dieser Ahne komme väterlicherseits in der n-ten, mütterlicherseits in der n_1-ten Generation vor. Dann ist nach Wright

$$r_{SD} = \Sigma p_{SA} \cdot p_{DA} = \sum_A \frac{1}{2^{n+n_1}} \cdot \frac{1 + f_A}{\sqrt{(1 + f_S)(1 + f_D)}}$$

$$f = \sum_A ({}^1/_2)^{n+n_1+1} (1 + f_A).$$

Das ist die Formel, nach der jetzt allgemein die Stärke der Inzucht bei einem Individuum berechnet wird. Aus dieser Bestimmung des Inzuchtkoeffizienten geht hervor, daß der Wright'sche Inzuchtkoeffizient aber auch nichts mit dem Pearl'schen zu tun hat; näher liegt er noch dem Pearl'schen Verwandtschaftskoeffizienten.

Für den Prozentsatz der homozygoten Individuen in einem Bestand findet Wright

$$p = \frac{1 + f}{2}.$$

Die Ergebnisse, die Wright für die verschiedenen Arten der Verwandtschaftspaarung erhält, gibt er in „Systems of Mating", V, bildlich wieder. Aus dieser Abbildung[1]) geht sehr klar hervor, daß die Zunahme der relativen Häufigkeit der homozygoten Individuen um so langsamer erfolgt, je entferntere Verwandtschaftszucht getrieben wird.

Die Ableitungen beziehen sich aber auch nur — wie bei Jennings und Robbins — auf ein Anlagenpaar. Ferner läßt auch Wright die Selektion unberücksichtigt. Seine Methode ist also nicht anwendbar, sobald die Selektion miteingreift. Sie hat zur Voraussetzung, daß der ursprünglich vorhandene Gametenbestand relativ konstant bleibt, durch die Selektion wird aber eine stete Änderung herbeigeführt.

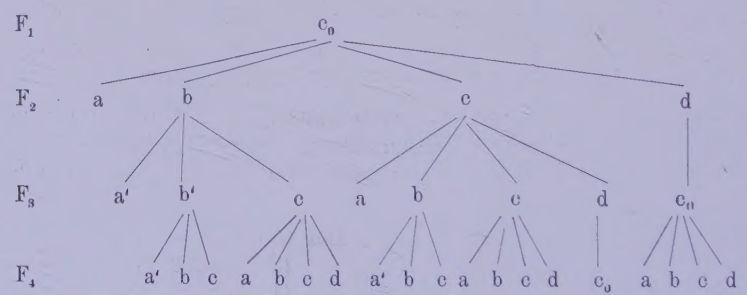
Schließlich muß noch eine in jüngster Zeit über Geschwisterpaarung erschienene Arbeit von Schäfer erwähnt werden. Nach Schäfer interessiert nicht die Zunahme der Homozygotie den Züchter, sondern die Zunahme der Isozygotie. Dabei versteht er unter Isozygotie die Gleicherbigkeit aller In-

[1]) s. Krallinger, a. a. O., S. 95.

dividuen in einer Population. Darin hat Schäfer wohl recht: Dem Züchter liegt an in gleichen Anlagenpaaren homozygoten Individuen. Einen isozygoten Bestand kann man aber bezüglich bestimmter Anlagen nur durch gleichzeitige Selektion erzielen und diese läßt Schäfer völlig außer acht. Daß heißt, Schäfer berechnet auch gar nicht die Zunahme der Isozygotie schlechthin — diese nähert sich bei Einfachspaltung 50% —, sondern er berechnet den Anteil an gleicherbigen Geschwistern in der n-ten Generation, wobei die einzelnen Geschwisterschaften untereinander aber nicht erbgleich sind. Der Weg, den er dabei geht, ist kurz folgender: Er betrachtet die Wahrscheinlichkeit dafür, daß die Nachkommen der einzelnen Paarungstypen nicht mehr oder in bestimmten Verhältnissen aufspalten und führt für die verschiedenen Wahrscheinlichkeiten folgende Symbole ein:

W (1)	= 1/8	a	genannt
W (1 : 1)	= 1/2	b	„
W (1 : 2 : 1) . . .	= 1/4	c	„
W (2)	= 1/8	d	„
W (1)	= 1/4	a'	„
W (1 : 2 : 1) . . .	= 1	c_0	„

Dabei bedeuten W (1) die Wahrscheinlichkeit für Nichtaufspalten, W (1 : 1) die Wahrscheinlichkeit für ein Aufspalten im Verhältnis 1 : 1, W (2) die Wahrscheinlichkeit für nur heterozygote Nachkommen. Die Aufspaltungen stellt er in einem Schema zusammen, aus welchem zu ersehen ist, daß die einzelnen Aufspaltungsfolgen sich immer wiederholen:



Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß ein Faktor A in der F_n-Generation nicht mehr aufspaltet, ist gleich der Summe der Wahrscheinlichkeiten aller Folgen, bei denen in F_n die Wahrscheinlichkeit für ein Nichtaufspalten 1 ist; dies sind all die Folgen, die mit a oder a' endigen. Die sich für die F_n-Generation ergebende Summe wird mit s_n bezeichnet. Denkt man sich nun die Folge der n Inzuchtgenerationen nicht nur einmal, sondern in großer Zahl gezogen, dann gibt s_n den Bruchteil der Zuchtfolgen, der in der n-ten Generation gleicherbig wird, an.

$$S_n = \sum_{i=1}^{n} s_i$$

stellt somit den Bruchteil der Zuchtfolgen, der bis zur n-ten Generation einschließlich gleicherbig geworden ist, dar. Dies ist aber zugleich die Wahrscheinlichkeit für das Eintreten von Gleicherbigkeit einer Zuchtfolge. Für die s_i stellt Schäfer Rekursionsformeln auf. Da sich die Berechnung mit größer werdendem n mühevoll gestaltet, geht Schäfer zu der entgegengesetzten Wahrscheinlichkeit über, das heißt, er berechnet $1 - S_n$. Aber auch hier ist die Kenntnis der vorhergehenden Glieder notwendig. Schäfer gelingt es

nicht, den jeweiligen Anteil der gleicherbigen Geschwisterschaften als Funktion von n auszudrücken.

Allgemein läßt sich zu aller über die Verwandtschaftspaarung vorliegenden Literatur sagen, daß nicht eine einzige Arbeit — abgesehen von dem schon erwähnten Sonderfall bei Robbins, s. a. S. 17 — bei der Berechnung der Zunahme der Erbreinheit den immer mit wirksamen Einfluß der Selektion mit berücksichtigt. Um zu einem wirklich exakten Vergleichsmaßstab bei diesbezüglichen Versuchen zu kommen, muß die Selektion mit einbezogen werden. Dann ist aber – wie schon gesagt — der Wright'sche Weg zur Berechnung der anteiligen Häufigkeit der Homozygoten in der n-ten Generation nicht gangbar. Es wurde daher in der vorliegenden Arbeit der von Robbins vorgezeichnete Weg eingeschlagen, zumal der Versuch, durch numerische Berechnung ein allgemeines Bildungsgesetz erkennen zu können, fehlschlug.

III. Berechnung der prozentualen Zunahme der reinerbigen Individuen bei Geschwisterpaarung + Selektion für ein Anlagenpaar.

Es wird bei den Untersuchungen von der F_1-Generation ausgegangen, und es werden dabei folgende Annahmen gemacht:

1. es besteht klares Dominanzverhältnis;
2. es findet fortlaufend Geschwisterpaarung statt;
3. es findet gleichzeitig Selektion nach den Trägern der Dominantanlagen statt;
4. während der Befruchtung findet keine Selektion statt;
5. aus jeder einzigen Paarung gehen 8 Nachkommen hervor (4 ♂ und 4 ♀);
6. die Verteilung der Geschlechter auf die Genotypen ist gleich.

Systematische Berechnung der Genotypenverteilung in den einzelnen Generationen.

Im folgenden soll zunächst systematisch der Anteil der homozygoten Individuen in den einzelnen Generationen berechnet werden. Unter den obigen Annahmen stellt die F_2-Generation die erste Generation Geschwisterpaarung dar. Sie besteht aus

2 Teilen AA-Individuen (1 ♂ und 1 ♀)
4 „ Aa - „ (2 ♂ und 2 ♀)
2 „ aa - „ (1 ♂ und 1 ♀),

das sind

50 % Homozygote,
50 % Heterozygote.

Paarungsmöglichkeiten	Nachkommen (nicht nach Geschlechtern getrennt)				Familie
	AA	Aa	aA	aa	
♂ AA × ♀ AA	8				1
♂ AA × ♀ Aa	4	4			2
♂ AA × ♀ aA	4	4			3
♂ Aa × ♀ AA	4		4		4
♂ Aa × ♀ Aa	2	2	2	2	5
♂ Aa × ♀ aA	2	2	2	2	6
♂ aA × ♀ AA	4		4		7
♂ aA × ♀ Aa	2	2	2	2	8
♂ aA × ♀ aA	2	2	2	2	9
Zusammen	32	16	16	8	
oder	44,44 %	44,44 %		11,11 %	

Das sind . . . . . 55,55 % Homozygote,
44,44 „ Heterozygote.

Die aa-Individuen werden nun von der Fortpflanzung ausgeschlossen, nnd die allein zugelassenen Paarungen führen zu 9 Familien mit vorstehender Genotypenverteilung.

Für die Berechnung der Zusammensetzung in der nächsten Generation muß berücksichtigt werden, daß nur Paarungen innerhalb der Geschwisterschaften, also innerhalb der Familien 1, 2, ... 9, zulässig sind.

Familie	Paarungsmöglichkeiten	Häufigkeit der Paarung	Nachkommen			Familie Nr.
			AA	Aa oder aA	aa	
1	4 ♂ AA × 4 ♀ AA	16	128			1
2	2 ♂ AA × 2 ♀ AA	4	32			2/1
	2 ♂ Aa × 2 ♀ AA	4	16	16		2 2
	2 ♂ AA × 2 ♀ Aa	4	16	16		2/3
	2 ♂ Aa × 2 ♀ Aa	4	8	16	8	2/4
3	wie Familie 2	16	72	48	8	3
4	wie Familie 2	16	72	48	8	4
5	1 ♂ AA × 1 ♀ AA . . .	1	8			5/1
	1 ♂ AA × 1 ♀ Aa	1	4	4		5/2
	1 ♂ AA × 1 ♀ aA	1	4	4		5/3
	1 ♂ Aa × 1 ♀ AA	1	4	4		5/4
	1 ♂ Aa × 1 ♀ Aa	1	2	4	2	5/5
	1 ♂ Aa × 1 ♀ aA	1	2	4	2	5/6
	1 ♂ aA × 1 ♀ AA	1	4	4		5/7
	1 ♂ aA × 1 ♀ Aa	1	2	4	2	5/8
	1 ♂ aA × 1 ♀ aA	1	2	4	2	5 9
6	wie Familie 5	9	32	32	8	6
7	wie Familie 2	16	72	48	8	7
8	wie Familie 5	9	32	32	8	8
9	wie Familie 5	9	32	32	8	9
	Insgesamt	116	544	320	64	

Das sind . . . . . 58,6 % AA
34,5 „ Aa und aA
6,9 „ aa

oder . . . . . 65.5 „ Homozygote,
34,5 „ Heterozygote.

Für die nächste Generation sollen nur noch die Ergebnisse der Großfamilien 1, 2, ... 9 — nicht mehr für die neu entstandenen Unterfamilien 2/1, 2/2, ... angegeben werden.

Großfamilie	Nachkommen		
	AA	Aa oder aA	aa
1	2048		
2	1216	512	96
3	1216	512	96
4	1216	512	96
5	544	320	64
6	544	320	64
7	1216	512	96
8	544	320	64
9	544	320	64
Insgesamt	9088	3328	640
oder	69.6 %	25,5 %	4,9 %

Das sind . . . . . 74,5 % Homozygote,
25,5 „ Heterozygote.

Aus diesen wenigen Daten geht schon hervor, daß eine Verbindung der beiden Zuchtverfahren Geschwisterpaarung und Selektion schneller zur Schaffung homozygoter Tierbestände führt. Bei Geschwisterpaarung allein sind 5 Generationen, bei Selektion sind 6 Generationen und, beide verknüpft, 4 Generationen notwendig, um einen zu 75% homozygoten Tierbestand zu erhalten.

Eine weitere systematische Berechnung der Genotypenverteilung würde sich sehr mühevoll gestalten. Es soll daher im folgenden versucht werden, allgemeine Formeln aufzustellen, nach denen für eine beliebige Generation n der Anteil der Homozygoten errechnet werden kann, ohne daß man zugleich die Klassenhäufigkeit in der (n — 1)-ten Generation kennt.

Aufstellung von Gleichungen, nach denen die Genotypenverteilung in beliebigen Generationen berechnet werden kann.

Es bezeichne

U_n die absolute Häufigkeit des Genotyps AA in der n-ten Generation,
V_n die absolute Häufigkeit des Genotyps Aa in der n-ten Generation,
W_n die absolute Häufigkeit des Genotyps aa in der n-ten Generation.

Die relativen Häufigkeiten der Genotypen werden durch die entsprechenden kleinen Buchstaben gekennzeichnet.

Ist

$$Z_n = U_n + V_n + W_n,$$

dann ergeben sich die relativen Häufigkeiten der Genotypen

$$AA \text{ zu } u_n = \frac{U_n}{Z_n},$$

$$Aa \text{ zu } v_n = \frac{V_n}{Z_n},$$

$$aa \text{ zu } w_n = \frac{W_n}{Z_n}.$$

Zur Ableitung der Formeln wird nun aber nicht die Häufigkeit der Genotypen zugrunde gelegt, sondern die Häufigkeit der verschiedenen Paarungstypen. Es müssen daher noch 3 weitere Größen eingeführt werden.

Es bezeichne

F_n die absol. Häufigkeit des Paarungstyps $AA \times AA$ in der n-ten Generation,
G_n die absol. Häufigkeit des Paarungstyps $AA \times Aa$ in der n-ten Generation,
H_n die absol. Häufigkeit des Paarungstyps $Aa \times Aa$ in der n-ten Generation.

Die zwischen den U_n, V_n, W_n einerseits und den F_n, G_n, H_n andererseits bestehenden Beziehungen lassen sich aus folgendem Schema ablesen

Paarungstyp	Häufigkeit der Paarung	Nachkommenzahl je Paarung		
		AA	Aa oder aA	aa
$AA \times AA$ . .	F_n	8		
$AA \times Aa$ . .	G_n	4	4	
$Aa \times Aa$ . .	H_n	2	4	2

Es folgt

$$U_{n+1} = 8\,F_n + 4\,G_n + 2\,H_n$$
$$V_{n+1} = 4\,G_n + 4\,H_n$$
$$W_{n+1} = 2\,H_n.$$

Kennt man die F_n, G_n, H_n, dann kennt man die U_{n+1}, V_{n+1}, W_{n+1}.

Für die F_n, G_n, H_n lassen sich nun Rekursionsformeln aufstellen.

Eine Paarung $AA \times AA$ in der n-ten Generation gibt 4 ♂ und 4 ♀ Nachkommen vom Genotyp AA; diese führen zu 16 Familien $AA \times AA$ in der nächsten Generation. F_n solche Paarungstypen sind vorhanden, folglich ist

$$F_{n+1} = 16\,F_n + \ldots$$

Aus einer Paarung $AA \times Aa$ in der n-ten Generation gehen 2 ♂- und 2 ♀-AA, 2 ♂- und 2 ♀-Aa-Nachkommen hervor. Diese führen in der nächsten Generation zu

4 Familien vom Typ $AA \times AA$,
8 „ „ „ $AA \times Aa$,
4 „ „ „ $Aa \times Aa$.

G_n-Familien $AA \times Aa$ sind in der n-ten Generation vorhanden; ihre Nachkommen führen also in der $(n+1)$-ten Generation zu

4 G_n-Familien vom Typ $AA \times AA$ (F-Typ)
8 G_n- „ „ „ $AA \times Aa$ (G-Typ)
4 G_n- „ „ „ $Aa \times Aa$ (H-Typ).

Eine Paarung $Aa \times Aa$ in der n-ten Generation gibt 1 ♂ und 1 ♀ AA, 2 ♂ und 2 ♀ Aa, 1 ♂ und 1 ♀ aa. Diese führen in der nächsten Generation zu

1 Familie vom Typ $AA \times AA$,
4 Familien „ „ $AA \times Aa$,
4 „ „ „ $Aa \times Aa$.

H_n-Familien dieses Paarungstyps sind in der n-ten Generation vorhanden; ihre Nachkommen führen also in der $(n+1)$-ten Generation zu

1 H_n-Familie vom Typ $AA \times AA$,
4 H_n-Familien „ „ $AA \times Aa$,
4 H_n- „ „ „ $Aa \times Aa$.

Daraus ergeben sich für die F_{n+1}, G_{n+1}, H_{n+1} folgende Rekursionsgleichungen:

(1) $F_{n+1} = 16\,F_n + 4\,G_n + 1\,H_n$
(2) $G_{n+1} = 8\,G_n + 4\,H_n$
(3) $H_{n+1} = 4\,G_n + 4\,H_n$.

Die F_1-Generation bildete die Ausgangsgeneration; folglich sind die Anfangswerte

$$F_1 = 0$$
$$G_1 = 0$$
$$H_1 = 1$$

Und auf Grund der Rekursionsformeln ergibt sich

$$F_2 = 1$$
$$G_2 = 4$$
$$H_2 = 4,$$

das sind insgesamt 9 Familien, wie sich auch in dem Schema, S. 7, ergab.

Die Rekursionsformeln lassen sich leicht lösen. Aus (2) und (3) folgt

$$G_{n+1} - H_{n+1} = 4\,G_n$$

oder

$$G_{n+1} - 4\,G_n = H_{n+1},$$

entsprechend

$$G_n - 4\,G_{n-1} = H_n.$$

Für H_{n+1} und H_n (3) eingesetzt:

$$G_{n+1} - 4\,G_n = 4\,G_n + 4\,G_n - 16\,G_{n-1}$$
$$G_{n+1} - 12\,G_n + 16\,G_{n-1} = 0,$$

das heißt, es ist

$$G(n+1) - 12\,G(n) + 16\,G(n-1) = 0.$$

Setzt man $G(n) = r^n$, dann erhält man

$$r^{n+1} - 12\,r^n + 16\,r^{n-1} = 0$$
$$r^{n-1}(r^2 - 12\,r + 16) = 0$$
$$r^2 - 12\,r + 16 = 0$$

Die Lösungen der quadratischen Gleichung sind

$$r_{\frac{1}{2}} = 6 \pm 2\sqrt{5}$$

$$G_1(n) = r_1^n = (6 + 2\sqrt{5})^n$$

$$G_2(n) = r_2^n = (6 - 2\sqrt{5})^n$$

Die allgemeine Lösung ist dann

$$P_n = K_1(6 + 2\sqrt{5})^n + K_2(6 - 2\sqrt{5})^n,$$

wobei K_1 und K_2 noch zu bestimmende Konstanten sind. Es ist

$$G_n = P_n$$
$$H_n = P_n - 4\,P_{n-1}.$$

F_n läßt sich nur auf induktivem Wege bestimmen. Es ist

$$F_2 = 16\,F_1 + 4\,G_1 + H_1 = 16\,F_1 + 5\,P_1 - 4\,P_0$$
$$F_3 = 16\,F_2 + 4\,G_2 + H_2 = 16\,F_2 + 5\,P_2 - 4\,P_1$$
$$= 16^2 F_1 - 16 \cdot 4\,P_0 + 76\,P_1 + 5\,P_2$$
$$F_4 = 16^3 F_1 - 16^2 \cdot 4\,P_0 + 16 \cdot 76\,P_1 + 16 \cdot 5\,P_2 + 5\,P_3 - 4\,P_2$$
$$= 16^3 F_1 - 16^2 \cdot 4\,P_0 + 16 \cdot 76\,P_1 + 76\,P_2 + 5\,P_3$$
$$F_5 = 16^4 F_1 - 16^3 \cdot 4\,P_0 + 16^2 \cdot 76\,P_1 + 16 \cdot 76\,P_2 + 76\,P_3 + 5\,P_4$$
$$F_n = 16\,F_{n-1} + 5\,P_{n-1} - 4\,P_{n-2}$$
$$= 16^{n-1} F_1 - 16^{n-2} \cdot 4\,P_0 + 16^{n-3} \cdot 76\,P_{n-(n-1)} + 16^{n-4} \cdot$$
$$\cdot 76\,P_{n-(n-2)} + 16^{n-n} \cdot 76\,P^{n-2} + 5\,P_{n-1}$$
$$= 16^{n-1} F_1 - 16^{n-2} \cdot 4\,P_0 + 5\,P^{n-1}$$
$$+ 76\{16^{n-3}[K_1(6 + 2\sqrt{5}) + K_2(6 - 2\sqrt{5})]$$
$$+ 16^{n-4}[K_1(6 + 2\sqrt{5})^2 + K_2(6 - 2\sqrt{5})^2] + \ldots$$
$$+ 16^{n-n}[K_1(6 + 2\sqrt{5})^{n-2} + K_2(6 - 2\sqrt{5})^{n-2}]\}$$
$$F_n = 16^{n-1} F_1 - 4 \cdot 16^{n-2} P_0 + 5\,P_{n-1}$$
$$+ 38\,K_1 \cdot \frac{16^{n-2}(6 + 2\sqrt{5}) - (6 + 2\sqrt{5})^{n-1}}{5 - \sqrt{5}}$$
$$+ 38\,K_2 \cdot \frac{16^{n-2}(6 - 2\sqrt{5}) - (6 - 2\sqrt{5})^{n-1}}{5 + \sqrt{5}}$$

Zur völligen Bestimmung der F_n, G_n und H_n müssen noch die Konstanten K_1 und K_2 bestimmt werden.
Es ist

$$G_1 = K_1(6 + 2\sqrt{5}) + K_2(6 - 2\sqrt{5})$$
$$H_1 = K_1(6 + 2\sqrt{5}) + K_2(6 - 2\sqrt{5}) - 4(K_1 + K_2)$$
$$G_1 - H_1 = 4\,K_1 + 4\,K_2$$
$$G_1 + H_1 = 4\,K_1(2 + \sqrt{5}) + 4\,K_2(2 - \sqrt{5})$$
$$= (G_1 - H_1 - 4\,K_2)(2 + \sqrt{5}) + 8\,K_2 - 4\sqrt{5}\,K_2$$
$$8\sqrt{5}\,K_2 = G_1 + \sqrt{5} \cdot G_1 - 3\,H_1 - \sqrt{5} \cdot H_1$$
$$K_2 = \frac{G_1(1 + \sqrt{5}) - H_1(3 + \sqrt{5})}{8\sqrt{5}}$$

$$4\,K_1 = G_1 - H_1 - \frac{G_1(1+\sqrt{5}) - H_1(3+\sqrt{5})}{2\sqrt{5}}$$

$$K_1 = \frac{H_1(3-\sqrt{5}) - G_1(1-\sqrt{5})}{8\sqrt{5}}$$

Im vorliegenden Fall ist $G_1 = 0$, $H_1 = 1$,
folglich ist

$$K_1 = \frac{3-\sqrt{5}}{8\sqrt{5}}$$

$$K_2 = \frac{-3-\sqrt{5}}{8\sqrt{5}}$$

$$K_1 + K_2 = -\tfrac{1}{4}$$

$$K_1 - K_2 = \frac{3}{4\sqrt{5}}$$

Setzt man in U_{n+1}, V_{n+1}, W_{n+1} für die F_n, G_n und H_n obige Werte ein, dann ergibt sich unter der Berücksichtigung, daß $F_1 = 0$ ist,

$$U_{n+1} = -2\cdot 16^{n-1} P_0 + 40\,P_{n-1}$$
$$+ 8\cdot 38\,K_1 \frac{16^{n-2}(6+2\sqrt{5}) - (6+2\sqrt{5})^{n-1}}{5-\sqrt{5}}$$
$$+ 8\cdot 38\,K_2 \frac{16^{n-2}(6-2\sqrt{5}) - (6-2\sqrt{5})^{n-1}}{5+\sqrt{5}}$$
$$+ 6\,P_n - 8\,P_{n-1}$$

Die Anteile der einzelnen Genotypen in beliebigen Generationen n lassen sich demnach nach folgenden 3 Gleichungen berechnen:

$$U_{n+1} = 6\,P_n + 32\,P_{n-1} - 2\cdot 16^{n-1} P_0$$
$$+ 8\cdot 38\left[K_1 \frac{16^{n-2}(6+2\sqrt{5}) - (6+2\sqrt{5})^{n-1}}{5-\sqrt{5}} + K_2 \cdot \frac{16^{n-2}(6-2\sqrt{5}) - (6-2\sqrt{5})^{n-1}}{5+\sqrt{5}}\right]$$

$$V_{n+1} = 8\,P_n - 16\,P_{n-1}$$
$$W_{n+1} = 2\,P_n - 8\,P_{n-1}$$

Die Berechnung der Klassenzusammensetzung werde für einen Fall durchgeführt.
Es sei $n = 3$.

$$U_4 = 6\,P_3 + 32\,P_2 - 2\cdot 16^2 P_0 + 8\cdot 38\Big]K_1 \cdot \frac{16(6+2\sqrt{5}) - (6+2\sqrt{5})^2}{5-\sqrt{5}}$$
$$+ K_2 \frac{16(6-2\sqrt{5}) - (6-2\sqrt{5})^2}{5+\sqrt{5}}\Big]$$
$$= 6\,K_1(6+2\sqrt{5})^3 + 6\,K_2(6-2\sqrt{5})^3 + 32\,K_1(6+2\sqrt{5})^2$$
$$+ 32\,K_2(6-2\sqrt{5})^2 - 2\cdot 256\,K_1 - 2\cdot 256\,K_2$$
$$+ 8\cdot 38\left[K_1 \frac{40+8\sqrt{5}}{5-\sqrt{5}} + K_2 \frac{40-8\sqrt{5}}{5+\sqrt{5}}\right] =$$

$$= 1296\,K_1 + 1296\sqrt{5}\,K_1 + 2160\,K_1 + 240\sqrt{5}\,K_1 + 1296\,K_2$$
$$- 1296\sqrt{5}\,K_2 + 2160\,K_2 - 240\sqrt{5}\,K_2 + 1152\,K_1 + 768\sqrt{5}\,K_1$$
$$+ 640\,K_1 + 1152\,K_2 - 768\sqrt{5}\,K_2 + 640\,K_2 - 512\,K_1 - 512\,K_2$$
$$+ 8 \cdot 38\left[\frac{3-\sqrt{5}}{8\cdot\sqrt{5}} \cdot \frac{40+80\sqrt{5}}{5-\sqrt{5}} + \frac{-3-\sqrt{5}}{8\sqrt{5}} \cdot \frac{40-80\sqrt{5}}{5+\sqrt{5}}\right]$$
$$= \frac{-4736}{4} + \frac{2304\cdot\sqrt{5}\cdot 3}{4\sqrt{5}}$$
$$+ 8 \cdot 38\left[\frac{400\cdot 80\sqrt{5} - 80\sqrt{5} - 80 - 400 + 80\sqrt{5} - 80\sqrt{5} + 80}{8\cdot\sqrt{5}\cdot 20}\right] = 544$$

$$V_4 = 8\,P_3 - 16\,P_2 = 8\,K_1(6+2\sqrt{5})^3 + 8\,K_2(6-2\sqrt{5})^3$$
$$- 16\,K_1(6+2\sqrt{5})^2 - 16\,K_2(6-2\sqrt{5})^2$$
$$= 8\,K_1(6^3 + 3\cdot 6^2\cdot 2\sqrt{5} + 3\cdot 6\cdot 20 + 40\sqrt{5})$$
$$+ 8\,K_2(6^3 - 3\cdot 6^2\cdot 2\sqrt{5} + 3\cdot 6\ \ 20 - 40\sqrt{5}) - 16\,K_1(56 + 24\sqrt{5})$$
$$- 16\,K_2(56 - \sqrt{5}\cdot 24)$$
$$= 8\cdot 6^3(K_1 + K_2) + 8\cdot 3\cdot 6^2\cdot 2\sqrt{5}(K_1 - K_2) + 8\cdot 3\cdot 6\cdot 20(K_1 + K_2)$$
$$+ 8\cdot 40\cdot\sqrt{5}(K_1 - K_2) - 16\cdot 56(K_1 + K_2) - 16\cdot 24\cdot\sqrt{5}(K_1 - K_2)$$
$$= 1 - 432 + 1296 - 720 + 240 + 224 - 288 = 320$$

$$W_4 = 2\,P_3 - 8\,P_2 = 2\,K_1(6+2\sqrt{5})^3 + 2\,K_2(6-2\sqrt{5})^3 -$$
$$- 8\,K_1(6+2\sqrt{5})^2 - 8\,K_2(6-2\sqrt{5})^2$$
$$= 2\cdot 6^3\cdot(K_1 + K_2) + 2\cdot 3\cdot 6^2\cdot 2\sqrt{5}(K_1 + K_2) + 2\cdot 3\cdot 6\cdot 20(K_1 + K_2)$$
$$+ 2\cdot 40\sqrt{5}(K_1 - K_2) - 8\cdot 56(K_1 + K_2) - 8\cdot 24\sqrt{5}(K_1 - K_2)$$
$$= -108 + 324 - 180 + 60 + 112 - 144$$
$$= 64$$

$$Z_4 = 544 + 320 + 64 = 928$$
$$u_4 = \frac{544}{928} = \frac{17}{29} = 0{,}5862$$
$$v_4 = \frac{320}{928} = \frac{10}{29} = 0{,}3448$$
$$w_4 = \frac{64}{928} = \frac{2}{29} = 0{,}069$$

Danach besteht die F_4-Generation zu

58,62 % aus AA-Individuen,
34,48 „ aus Aa „
6,90 „ aus aa „

oder

65,52 % Homozygote,
34,48 „ Heterozygote.

In der folgenden Tabelle ist der auf Grund obiger Gleichungen berechnete Prozentsatz der Homozygoten in verschiedenen Generationen zusammengestellt. Zum Vergleich sind die entsprechenden Werte bei ausschließlicher Geschwisterpaarung und bei Selektion beigefügt.

n	% Homozygote bei		
	Selektion	Geschwisterpaarung	Geschwisterpaarung + Selektion
1	50,00	50,00	50,00
2	55,55	50,00	55.55
3	62,50	62.50	65.52
4	68,00	68,75	74,51
5	72,22	75,00	81,77
7	78,13	83,59	91,32
9	82,00	89,26	96,09
13	86,73	95,40	99,31

Aus der Tabelle geht einmal die völlige Übereinstimmung der nach den Formeln für die U_n, V_n und W_n berechneten Werte mit den vorher systematisch berechneten (S. 7—8) hervor. Dies ist eine Bestätigung dafür, daß die Werte in der Spalte Geschwisterpaarung + Selektion richtig sind. Die Tabelle zeigt aber noch mehr. In der 2. Generation Geschwisterpaarung wirkt sich die Inzucht noch nicht aus; es sind noch wie in der vorhergehenden Generation 50% Homozygote. Daher ist die Zunahme, die bei der Geschwisterpaarung + Selektion zu verzeichnen ist (insgesamt 55,55% Homozygote), allein der Selektion zuzuschreiben. In der 3. Generation ist die durch Geschwisterpaarung bewirkte Homozygotie gleich der durch Selektion bewirkten — 62,5%. Jedes der beiden Zuchtverfahren bewirkt für sich eine Zunahme der Homozygotie, folglich muß eine Verknüpfung der beiden Verfahren zu einem etwas höheren Prozentsatz führen. In der Tat liegt er um 3% höher. Dieser Unterschied wird von Generation zu Generation größer und beträgt bei der 7. Generation 7,73% zur Geschwisterpaarung. Von da ab wird die Differenz zur Geschwisterpaarung wieder kleiner und beträgt bei der 13. Generation nur noch 3,91%. Dieser Rückgang ist darauf zurückzuführen, daß der Einfluß der Selektion immer geringer wird, und die durch die Selektion bewirkte prozentuale Zunahme der homozygoten Individuen relativ klein ist. Die prozentuale Zunahme der homozygoten Individuen ist daher zum größten Teil der Geschwisterpaarung zuzuschreiben. Diese Tatsachen lassen sich auch sehr gut aus Abb. 1 ersehen, in welcher die prozentuale Zunahme der Homozygoten für die einzelnen Zuchtverfahren graphisch dargestellt ist. Um gleichzeitig den Anteil, den die Dominanthomozygoten im Rahmen sämtlicher Homozygoten ausmachen, zu kennen, ist für diese die prozentuale Zunahme noch gesondert eingezeichnet.

Aus der Abb. 1 geht hervor, daß für die Inzucht + Selektion gleich zu Anfang ein starker Anstieg zu verzeichnen ist, und die Kurve von etwa der 10. Generation an fast geradlinig verläuft. Von dieser Generation an ist auch der Beitrag, der von den Homozygotrezessiven geliefert wird, nur noch verschwindend klein. Die Kurve für die prozentuale Zunahme sämtlicher homozygoter Individuen gibt von diesem Zeitpunkt an annähernd den Anteil der Dominanthomozygoten wieder. Ähnlich ist der Verlauf für die beiden Kurven der Selektion; allerdings sind hier 20 Generationen notwendig, damit die Kurve für sämtliche homozygote Individuen bis auf einen kleinen Fehler die prozentuale Zunahme der Dominanthomozygoten darstellt. Anders liegt das Bild bei der Inzucht allein. Hier nähert sich der Anteil der Dominanthomozygoten asymptotisch 50%. Für die Rezessivhomozygoten gilt das gleiche, und die Kurve, die den jeweiligen Anteil aller Homozygoten angibt, ist die Summationskurve der beiden Kurven für die Dominant- und Rezessivhomozygoten.

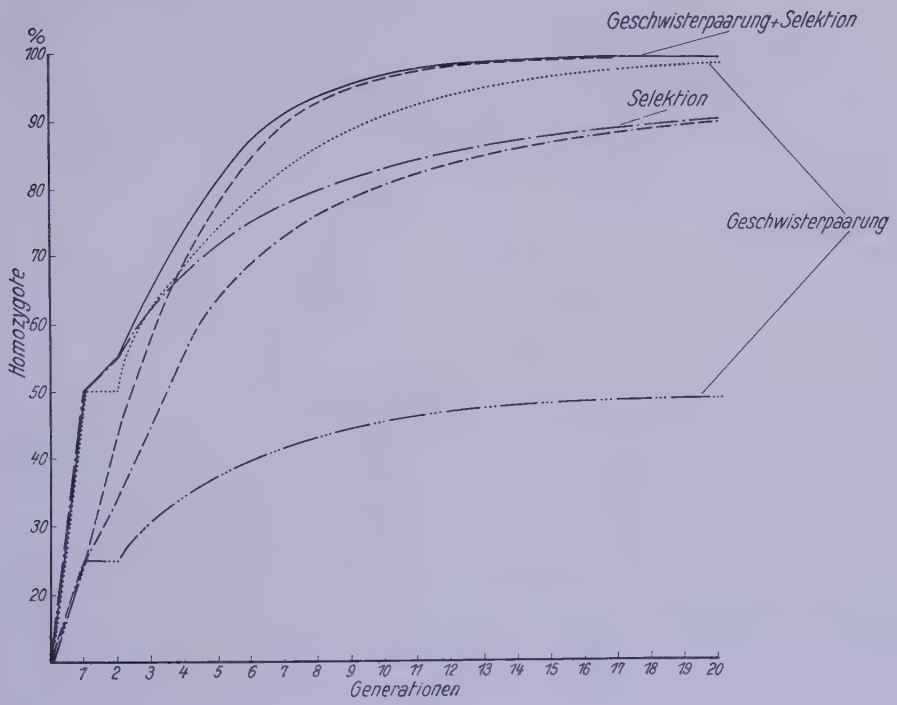


Abb. 1.

An Hand der Kurven läßt sich auch leicht übersehen, wieviel Generationen bei den einzelnen Zuchtsystemen notwendig sind, um einen bestimmten Prozentsatz an Homozygoten zu erzielen. Soll z. B. der Tierbestand zu 90% aus homozygoten Individuen bestehen, dann sind bei

Selektion	20	Generationen
Geschwisterpaarung	10	„
Geschwisterpaarung + Selektion . .	7	„ notwendig.

Damit der Tierbestand zu 99% aus Homozygoten besteht, sind bei

Selektion	198	Generationen
Geschwisterpaarung	20	„
Geschwisterpaarung + Selektion .	12	„

notwendig. Der Wert für die Selektion kann naturgemäß nicht mehr aus der Abbildung zu ersehen sein, er ergibt sich aus der von Jennings angegebenen Formel. Die obigen Werte zeigen schon sehr klar den großen Abfall der Selektion; aber auch zwischen der Inzucht und der Inzucht + Selektion besteht noch ein Unterschied von 8 Generationen. Welche Bedeutung dies für die Tierzucht hat, zeigt sich am besten, wenn man die Generationsdauer der einzelnen Tierarten berücksichtigt. In der folgenden Tabelle ist die Anzahl der Jahre angegeben, die bei den einzelnen Tierarten für die verschiedenen Zuchtverfahren notwendig ist, um einen zu 99% homozygoten Tierbestand bei anfänglicher Heterozygotie in einem Anlagenpaar zu erhalten.

Tierart	Generationsdauer in Jahren	Anzahl der für zu 99% homozygote Tierbestände notwendigen Jahre bei		
		Selektion	Geschwisterpaarung	Geschwisterpaarung + Selektion
Warmblutpferd	5	990	100	60
Kaltblutpferd	4	792	80	48
Rind	3	594	60	36
Schwein	$1^1/_2$	297	30	18
Schaf	2	396	40	24
Ziege	$1^1/_2$	297	30	18
Huhn	1	198	20	12
Huhn[1])	$^1/_2$	99	10	6
Kaninchen	1	198	20	12

Bei der Selektion wird also rund die 10fache Zeit benötigt wie bei der Geschwisterpaarung und rund die 16fache Zeit wie bei Geschwisterpaarung + Selektion. Die Geschwisterpaarung benötigt nicht ganz die doppelte Zeit wie die Geschwisterpaarung + Selektion. Immer werden aber noch beim Huhn und dem Kaninchen — den Tieren mit der schnellsten Generationsfolge unserer Haustiere — noch 12 Jahre Geschwisterpaarung + Selektion benötigt, um einen zu 99% homozygoten Tierbestand zu erhalten. Und noch mehr Jahre sind notwendig, wenn nicht so enge Verwandtschaftspaarung getrieben wird. Will man also in absehbarer Zeit zu einem homozygoten Tierbestand kommen, dann muß man fortlaufend engste Verwandtschaftszucht unter gleichzeitig starker Selektion treiben.

Es muß noch bemerkt werden, daß man nun nicht mit Sicherheit nach 12 Jahren Geschwisterpaarung + Selektion beim Huhn oder Kaninchen erwarten kann, daß die Zucht zu 99% aus homozygoten Tieren besteht. Es handelt sich hier um die Anwendung des Zufallsgesetzes, welches nur annähernd für große Zahlen verwirklicht ist. Es wird aber nur sehr selten eine so hohe Nachkommenzahl, welche zur Erfüllung der Spaltungsverhältnisse notwendig ist, erhalten werden.

Aus der in Abb. 1 dargestellten Kurve für Geschwisterpaarung + Selektion läßt sich noch ein anderer wichtiger Schluß ziehen. Nimmt man an, daß eine Letalwirkung auf einem rezessiven Gen beruht und die Rezessivhomozygoten nicht lebensfähig sind, dann nimmt bei fortlaufender Geschwisterpaarung die Sterblichkeitsziffer ab — entsprechend der Tatsache, daß die Dominanthomozygoten stark zunehmen. Die Abnahme der Sterblichkeit mit zunehmender Generationszahl ist in Abb 2 dargestellt. Den Ausgang bildet die Paarung zweier heterozygoter Individuen, so daß die erste Generation Geschwisterpaarung die F_2-Generation darstellt. Aus der Abbildung geht hervor, daß die Sterblichkeitsziffer nach 10 Generationen praktisch Null ist. Diese Kurve stellt selbstverständlich den Idealfall dar. Sobald aber bei einem Züchtungsversuch mit fortlaufender Geschwisterpaarung immer ein gewisser Prozentsatz nichtlebensfähiger Individuen vorkommt, und die Sterblichkeitskurve sich auch nur einigermaßen der obigen Kurve nähert, kann man schließen, daß man es mit einem rezessiven, einfach spaltenden Letalfaktor zu tun hat. — Anschließend soll noch ein Vergleich

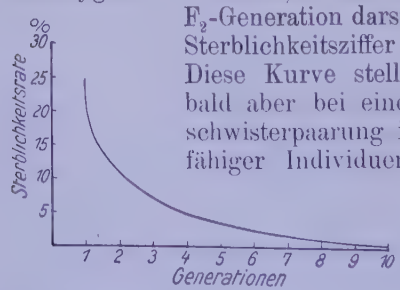


Abb. 2.

[1]) Hier ist angenommen, daß — zum Zwecke besonderer Versuchsbeschleunigung — im Frühjahr und Herbst jeden Jahres eine Generation gezogen wird.

mit den Ergebnissen von Robbins gezogen werden. Wie schon auf Seite 7 erwähnt wurde, hat Robbins den Fall Geschwisterpaarung + Gattenwahl behandelt. Dieser Fall unterscheidet sich von dem vorliegenden also dadurch, daß die Paarung aa × aa zugelassen ist. Folglich muß der Anteil der aa-Genotypen bei Robbins größer sein. Setzt man aber den Anteil, den die Paarungen aa × aa zu der relativen Häufigkeit der aa-Individuen liefern, in Rechnung, dann müssen die vorliegenden Ergebnisse mit denen von Robbins übereinstimmen. Es soll dieses im folgenden für den Fall $n = 2$ nachgeprüft werden.

Nach Robbins ist

$$AA = 1 - K_3 - \frac{s}{4K \cdot \sqrt{13} \cdot 12^n (r+s)} [(5+\sqrt{13})^n \{(7+\sqrt{13})r + (1+\sqrt{13})s\} + (5-\sqrt{13})^n \cdot \{(-7+\sqrt{13})r - (1-\sqrt{13})s\}]$$

$$Aa = \frac{s}{2K \cdot \sqrt{13} \cdot 12^n (r+s)} [(5+\sqrt{13})^n \{(7+\sqrt{13})r + (1+\sqrt{13})s\} + (5-\sqrt{13})^n \{(-7+\sqrt{13})r - (1-\sqrt{13})s\}]$$

$$aa = K_3 - \frac{s}{4K \cdot \sqrt{13} \cdot 12^n (r+s)} [(5+\sqrt{13})^n \{(7+\sqrt{13})r + (1+\sqrt{13})r\} + (5-\sqrt{13})^n \{(-7+\sqrt{13})r - (1-\sqrt{13})s\}]$$

Dabei bedeutet r die relative Häufigkeit der AA-Individuen zu Anfang, s die relative Häufigkeit der Aa-Individuen zu Anfang, K_3 und K ergeben sich gleichfalls aus den Anfangsbedingungen. In der vorliegenden Arbeit wurde von der F_1-Generation ausgegangen, folglich sind

$$r = 0, \quad s = 1$$
$$K_3 = 1/2, \quad K = 1$$

$$AA = 1 - 1/2 - \frac{1}{4 \cdot 144 \cdot \sqrt{13}} [(38+10\sqrt{13})\{1+\sqrt{13}\} + (38-10\sqrt{13})(-1)(1-\sqrt{13})]$$

$$= 1/2 - \frac{96 \cdot \sqrt{13}}{576 \cdot \sqrt{13}} = 0{,}3333$$

$$Aa = \frac{1}{2 \cdot 144 \cdot \sqrt{13}} [(38+10\sqrt{13})\{1+\sqrt{13}\} + (38-10\sqrt{13}) \cdot (-1)(1-\sqrt{13})]$$

$$= \frac{1}{288 \cdot \sqrt{13}} \cdot 96 \cdot \sqrt{13} = 0{,}3333$$

$$aa = 1/2 - \frac{1}{4 \cdot 144 \cdot \sqrt{13}} [(38+10\sqrt{13})\{1+\sqrt{13}\} + (38-10\sqrt{13}) \cdot (-1)(1-\sqrt{13})]$$

$$= 1/2 - \frac{96}{576} = 0{,}3333$$

Diese 33% aa-Individuen umfassen sowohl die aa-Tiere, die aus der Paarung aa × aa hervorgehen als auch die, die aus der Paarung Aa × Aa stammen. Andere aa-Individuen ausspaltende Paarungen sind ja nicht zugelassen. Der aus der Paarung Aa × Aa stammende Anteil berechnet sich nach Robbins aber folgendermaßen:

$$aa = \frac{K_1 (5+\sqrt{13})^3 + K_2 (5-\sqrt{13})^3 - 6 K_1 (5+\sqrt{13})^2 - 6 K_2 (5-\sqrt{13})^2}{16 \cdot 144}$$

Dabei ist

$$K_1 = \frac{2(5 - \sqrt{13})}{\sqrt{13}}$$

$$K_2 = \frac{-2(5 + \sqrt{13})}{\sqrt{13}}$$

$$aa = \frac{2 \cdot 96 \cdot \sqrt{13}}{16 \cdot 144 \cdot \sqrt{13}} = 0{,}0833$$

Danach ergibt sich bei Robbins

33,33% AA
33,33% Aa
8,33% aa (aus Aa × Aa)
25,00% aa (aus aa × aa)

In vorliegender Arbeit fällt der Anteil, der aus der Paarung aa × aa stammt, weg, und es ist daher der Prozentsatz der einzelnen Genotypen innerhalb der obersten 3 Gruppen errechnet worden. Errechnet man aus den Robbins'schen Werten den Anteil, den die verschiedenen Genotypen bei Wegfall der aus der Paarung aa × aa stammenden Individuen stellen, dann ergibt sich

$$AA: \frac{33{,}33}{2 \cdot 33{,}33 + 8{,}33} = 0{,}4444$$

$$Aa: \frac{33{,}33}{2 \cdot 33{,}33 + 8{,}33} = 0{,}4444$$

$$aa: \frac{8{,}33}{2 \cdot 33{,}33 + 8{,}33} = 0{,}1111$$

Für den Fall $n = 2$ ergeben sich nach den Formeln von Robbins, auf den vorliegenden Fall der Selektion übertragen

44,44% AA
44,44% Aa
11,11% aa

Diese Ergebnisse sind in Übereinstimmung mit den in der vorliegenden Arbeit gefundenen (s. S. 7).

Die sich auf ein Anlagenpaar beziehenden Ableitungen sollen nun in dem folgenden Abschnitt auf zwei Anlagenpaare übertragen werden.

IV. Berechnung der prozentualen Zunahme der homozygoten Individuen bei Selektion und Geschwisterpaarung + Selektion bei Zweifachspaltung.

Es wird bei den Untersuchungen von der F_1-Generation ausgegangen und angenommen, daß ein klares additives Verhältnis von A und B hinsichtlich der Wirkung auf den Phänotyp besteht, jedoch innerhalb der Anlagenpaare Dominanz herrscht. In der F_2-Generation treten somit vier verschiedene Phänotypen auf:

Phänotyp I umfaßt die Genotypen AABB, AaBB, AABb, AaBb;
Phänotyp II umfaßt die Genotypen AAbb, Aabb;
Phänotyp III umfaßt die Genotypen aaBB, aaBb;
Phänotyp IV wird durch die doppeltrezessive Form aabb dargestellt.

Es wird angenommen, daß allein der Phänotyp I dem gewünschten Zuchtziel entspricht; es wird also nach diesem selektiert, alle anderen Phänotypen werden von der Fortpflanzung ausgeschlossen.

Für diesen Fall ist die Zunahme der homozygoten Individuen bei ausschließlicher Selektion noch nicht berechnet. Um daher einen Vergleichsmaßstab zur anteiligen Häufigkeit der Homozygoten bei Geschwisterpaarung + Selektion zu haben, soll erst die prozentuale Zunahme der reinerbigen Individuen bei ausschließlicher Selektion berechnet werden. Nicht herangezogen wird in dieser Arbeit die Geschwisterpaarung.

1. Die prozentuale Zunahme der Homozygotie bei Selektion nach den Dominantphänotypen.

Die Ausgangsgeneration bildet die F_1-Generation, folglich kann sich die Selektion erst bei den Enkeln, das heißt, in der F_3-Generation auswirken. Die genotypische Verteilung in F_2 ist

1 AABB, 2 AABb, 2 AaBB, 4 AaBb, 1 AAbb, 1 aaBB, 2 Aabb, 2 aaBb, 1 aabb.

$\frac{4}{16}$ oder 25% der Individuen sind homozygot. Es wird nun nach dem Phänotyp I selektiert, die AAbb-aaBB-Aabb-aaBb-aabb-Individuen werden von der Fortpflanzung ausgeschlossen. Zwischen den anderen Genotypen findet rein zufallsmäßige Paarung statt, daher lassen sich alle Zahlenmöglichkeiten mit Hilfe der Kombinationsrechnung einfach berechnen.

Für die nächste Generation ergibt sich die Verteilung

$$(12\,A + 6\,a)^2(12\,B + 6\,b)^2 \equiv (2\,A + a)^2(2\,B + b)^2 = 16\,AABB + 16\,AABb + 4\,AAbb + 16\,AaBB + 16\,AaBb + 4\,Aabb + 4\,aaBB + 4\,aaBb + aabb.$$

Das sind insgesamt

$$\frac{25}{81} \text{ Homozygote}$$

oder 30,86% Homozygote.

Die Genotypen des Phänotyps I sind gleichmäßig verteilt, folglich ergibt sich für die nächste Generation (F_4-Gen.)

$$(6\,A + 2\,a)^2(6\,B + 2\,b)^2 \equiv (3\,A + a)^2(3\,B + b)^2 = 81\,AABB + 54\,AaBB + 54\,AABb + 36\,AaBb + 9\,AAbb + 9\,aaBB + 6\,Aabb + 6\,aaBb + aabb.$$

Das sind

$$\frac{100}{256} \text{ Homozygote}$$

oder 39,06% Homozygote.

Die Zusammensetzung der F_5-Generation berechnet sich nach

$$(4\,A + 1\,a)^2(4\,B + 1\,b)^2 = 256\,AABB + 128\,AABb + 128\,AaBB + 64\,AaBb + 16\,AAbb + 16\,aaBB + 8\,Aabb + 8\,aaBb + aabb.$$

Das sind

$$\frac{289}{625} \text{ Homozygote}$$

oder 46,24% Homozygote.

Allgemein läßt sich der Anteil der einzelnen Genotypen in der n-ten Generation (n = 1 bedeutet die F_3-Generation) folgendermaßen ausdrücken:

$$\left(\frac{n+1}{n+2}A + \frac{1}{n+2}a\right)^2 \cdot \left(\frac{n+1}{n+2}B + \frac{1}{n+2}b\right)^2$$

$$= \left[\left(\frac{n+1}{n+2}\right)^2 AA + \frac{2(n+1)}{(n+2)^2}Aa + \frac{1}{(n+2)^2}aa\right] \cdot$$

$$\cdot \left[\left(\frac{n+1}{n+2}\right)^2 BB + \frac{2(n+1)}{(n+2)^2}Bb + \frac{1}{(n+2)^2}bb\right]$$

Die relative Häufigkeit der einzelnen Genotypen berechnet sich danach zu

$$AABB^{(n)} = \left(\frac{n+1}{n+2}\right)^4$$

$$AAbb^{(n)} = aaBB^{(n)} = \frac{(n+1)^2}{(n+2)^4}$$

$$aabb^{(n)} = \frac{1}{(n+2)^4}$$

$$AABb^{(n)} = \frac{2(n+1)^3}{(n+2)^4}; \quad AaBB^{(n)} = \frac{2(n+1)^3}{(n+2)^4}$$

$$AaBb^{(n)} = \frac{4(n+1)^2}{(n+2)^4}; \quad Aabb^{(n)} = aaBb^{(n)} = \frac{2(n+1)}{(n+2)^4}$$

Und der relative Anteil sämtlicher Homozygoten in der n-ten Generation ergibt sich zu

$$\frac{(n+1)^4 + 2(n+1)^2 + 1}{(n+2)^4}$$

Danach ergibt sich für

$n = 6$

$$\text{Homozygoten} = \frac{7^4 + 2 \cdot 7 + 1}{8^4} = \frac{2500}{4096},$$ das sind 61,03%

$n = 10$

$$\text{Homozygoten} = \frac{11^4 + 2 \cdot 11^2 + 1}{12^4} = \frac{14\,884}{20\,736},$$ das sind 71,78%

$n = 20$

$$\text{Homozygoten} = \frac{21^4 + 2 \cdot 21^2 + 1}{22^4} = \frac{195\,364}{234\,256},$$ das sind 83,39%

In der folgenden Tabelle ist für beliebig herausgegriffene Generationen der Prozentsatz sämtlicher homozygoter Individuen als auch der Dominanthomozygoten bei Selektion nach Dominantphänotypen im Falle der Ein- und Zweifachspaltung gegenübergestellt.

Generation	1 Anlagenpaar		2 Anlagenpaare	
	sämtlicher Homozygoten %	der Dominanthomozygoten %	sämtlicher Homozygoten %	der Dominanthomozygoten %
F_3	55,55	44,44	30.86	19,75
F_4	62,50	56,25	39,06	31,64
F_5	68,00	64,00	46,24	40,96
F_6	72,22	69,44	52,16	48,22
F_8	78,13	76,56	61,03	58,62
F_{10}	82,00	81.00	67.24	65,61
F_{12}	84.72	84.03	71,78	70,61
F_{16}	88.28	87,89	77,94	77,25
F_{22}	91,32	91,12	93,39	83.02

Aus der Tabelle geht hervor, daß bei 2 Anlagenpaaren in den ersten Generationen ein viel stärkeres Anwachsen der homozygoten Individuen zu verzeichnen ist. Dies liegt darin begründet, daß hier zu Anfang der Prozentsatz der Heterozygoten noch sehr hoch ist, infolgedessen spaltet jeweils noch ein verhältnismäßig hoher Prozentsatz von zu merzenden Individuen aus. In der F_5-Generation sind z. B. noch 53,76% Heterozygote bei 2 Anlagenpaaren

gegenüber 32% Heterozygote bei 1 Anlagenpaar. Um so größer der Prozentsatz an heterozygoten Tieren ist, um so größer ist aber auch die Wahrscheinlichkeit von Ausspaltungserscheinungen. Die Zunahme der Dominanthomozygoten läuft parallel. Zuerst ist ein stärkeres Anwachsen zu verzeichnen, dann wird die jeweilige Zunahme kleiner. Aber auch in dem Fall von 2 Anlagenpaaren beträgt in F_{16} die Differenz der Dominanthomozygoten und sämtlicher Homozygoten weniger als 1%.

An Hand der obigen Tabelle läßt sich aber noch eine wichtige Tatsache feststellen: Um einen bestimmten Prozentsatz an reinerbigen Individuen zu erhalten, ist bei 2 Anlagenpaaren annähernd die doppelte Generationenzahl notwendig wie bei 1 Anlagenpaar. Es sind z. B. bei 1 Anlagenpaar 5 Generationen notwendig, um 68% Homozygote zu erzielen, bei 2 Anlagenpaaren sind nach 10 Generationen 67,24% Homozygote zu verzeichnen. Bei 1 Anlagenpaar sind 6 Generationen notwendig, um 72,2% reinerbige Individuen zu haben, bei 2 Anlagenpaaren sind nach 12 Generationen 71,8% homozygot. Bei 1 Anlagenpaar sind 8 Generationen notwendig, um 78,13% Homozygote zu haben, bei 2 Anlagenpaaren sind nach 16 Generationen 77,94% homozygot. Aus diesen Beispielen geht schon hervor, daß die Übereinstimmung um so besser ist, je größer die Generationenzahl ist. Berechnet man die Anzahl der Generationen, die bei 2 Anlagenpaaren notwendig ist, damit der Bestand zu 99% aus Homozygoten besteht, dann ergibt sich genau 396 — dies ist aber die doppelte Zeit, die bei 1 Anlagenpaar notwendig war (198). Diese Tatsache verwundert nicht, wenn man folgendes bedenkt: Es ist bei einem als auch 2 Anlagenpaaren nach demselben Prinzip selektiert worden, nämlich nach Dominantphänotypen. Nach Jennings gilt für 1 Anlagenpaar in der n-ten Generation folgende Verteilung:

$$AA = \left(\frac{n+1}{n+2}\right)^2; \quad Aa = \frac{2(n+1)}{(n+2)^2}$$

$$aa = \frac{1}{(n+2)^2}$$

Bei 2 Anlagenpaaren ergab sich für die Dominant- und Rezessivhomozygoten

$$AABB = \left(\frac{n+1}{n+2}\right)^4; \quad aabb = \frac{1}{(n+2)^4}$$

Man erhält also für die entsprechenden Homozygoten die Quadrate. Dies ist auch natürlich, denn das Verhalten bei mehreren Anlagenpaaren kombiniert sich aus dem der einzelnen Anlagenpaare. Es entsteht nun die Frage, wieviel Generationen sind bei 2, bzw. bei 1 Anlagenpaar notwendig, damit derselbe Prozentsatz an reinerbigen Individuen erreicht wird. Wie schon weiter oben gesagt, stellen mit Größerwerden der Generationenzahl die Dominanthomozygoten fast 100prozent. alle Homozygote dar. Man begeht also keinen großen Fehler, wenn man nur die Dominanthomozygoten ansetzt. Es werde im Augenblick die sich auf 2 Anlagenpaare beziehende Generationenzahl mit m bezeichnet. Dann lautet die Frage: Für welchen Wert von m ist

$$\left(\frac{n+1}{n+2}\right)^2 = \left(\frac{m+1}{m+2}\right)^4$$

Oder

$$\frac{n+1}{n+2} = \left(\frac{m+1}{m+2}\right)^2$$

$$\left(\frac{m+1}{m+2}\right)^2 = \frac{m^2+2m+1}{m^2+4m+4} = \frac{m^2+2m}{m^2+4m} \text{ für hinreichend große m.}$$

Die Bedingung

$$\frac{n+1}{n+2}=\frac{m(m+2)}{m(m+4)}$$ ist aber nur dann erfüllt, wenn $m=2n$ ist.

Dann ist

$$\frac{n+1}{n+2}=\frac{2n+2}{2n+4}=\frac{n+1}{n+2}$$

Es folgt: Bei 2 Anlagenpaaren wird die doppelte Generationenzahl benötigt wie bei 1 Anlagenpaar, wenn man denselben Prozentsatz an homozygoten Individuen in einem Bestand haben will.

Dieser Satz läßt sich leicht verallgemeinern. Es werden N Faktorenpaare betrachtet. Der Anteil an Dominanthomozygoten in der m-ten Generation ist

$$AABBCC\ldots NN=\left(\frac{m+1}{m+2}\right)^{2N}$$

Die Aufgabe lautet nun: Für welchen Wert von $\lim\limits_{n\to\infty}\frac{m}{n}$ wird

$$\frac{n+1}{n+2}=\left(\frac{m+1}{m+2}\right)^{N}$$

für hinreichend große n?

Man setzt zur Abkürzung

$$\sqrt[N]{\frac{n+1}{n+2}}=k,$$

dann ist

$$k=\frac{m+1}{m+2}\text{ oder }m=\frac{2k-1}{-k+1},$$

das heißt, es ist

$$\frac{m}{n}=\frac{1}{n}\cdot\frac{2\cdot\sqrt[N]{\frac{n+1}{n+2}}-1}{-\sqrt[N]{\frac{n+1}{n+2}}+1}=\frac{2\sqrt[N]{\frac{n+1}{n+2}}-1}{n\left(1-\sqrt[N]{\frac{n+1}{n+2}}\right)}$$

Der Zähler

$$2\sqrt[N]{\frac{n+1}{n+2}}-1$$

geht bei festem N für $n\to\infty$ gegen 1. Zur Bestimmung des Grenzwertes des Nenners bedient man sich der L'Hospitalschen Regel, setzt also

$$f(n)=1-\sqrt[N]{\frac{n+1}{n+2}},\quad g(n)=\frac{1}{n}.$$

$$\lim_{n\to\infty}\frac{f(n)}{g(n)}=\lim_{n\to\infty}\frac{f'(n)}{g'(n)}$$

$$f'(n)=-\frac{1}{N}\left(\frac{n+1}{n+2}\right)^{\frac{1}{N}-1}\cdot\frac{1}{(n+2)^2}$$

$$g'(n)=-\frac{1}{n^2}$$

Folglich ist

$$\frac{f'(n)}{g'(n)} = \frac{1}{N}\left(\frac{n+1}{n+2}\right)^{\frac{1}{N}-1} \cdot \frac{n^2}{(n+2)^2} \to \frac{1}{N} \text{ für } n \to \infty$$

Also ist

$$\lim_{n\to\infty} \frac{1 - \sqrt[N]{\frac{n+1}{n+2}}}{\frac{1}{n}} = \lim_{n\to\infty} \left[n\left(1 - \sqrt[N]{\frac{n+1}{n+2}}\right)\right]$$

$$= \frac{1}{N}$$

Und

$$\lim_{n\to\infty} \frac{m}{n} = \frac{1}{\frac{1}{N}} = N.$$

Allgemein läßt sich sagen:

Liegen N Anlagenpaare vor und wird nach den Dominantphänotypen selektiert — dies sind 3^N —, dann wird zur Erreichung eines bestimmten Prozentsatzes an Homozygotie die N-fache Zeit benötigt, die notwendig ist, damit der Bestand in 1 Anlagenpaar diesen Prozentsatz an Homozygotie aufweist.

Die Zunahme der anteiligen Häufigkeit der reinerbigen Individuen ist für den Fall von 2 Anlagenpaaren in Abb. 3 graphisch dargestellt.

2. Die prozentuale Zunahme der Homozygotie bei Geschwisterpaarung + Selektion in dem Fall der Zweifachspaltung.

Es findet fortlaufend Geschwisterpaarung unter gleichzeitiger Selektion nach dem Phänotyp I statt; andere Selektionsprozesse sollen nicht eingreifen. Ferner wird angenommen, daß aus jeder Paarung 32 Nachkommen (16 ♂ und 16 ♀) hervorgehen und die Verteilung der Geschlechter auf die Genotypen gleich ist.

Es bezeichne

R_n^* die absolute Häufigkeit des Genotyps AABB in der n-ten Generation,
S_n^* die absolute Häufigkeit des Genotyps AaBB in der n-ten Generation,
F_n^* die absolute Häufigkeit des Genotyps AABb in der n-ten Generation,
U_n^* die absolute Häufigkeit des Genotyps AaBb in der n-ten Generation,
N_n^* die absolute Häufigkeit des Genotyps AAbb in der n-ten Generation,
W_n^* die absolute Häufigkeit des Genotyps aaBB in der n-ten Generation,
X_n^* die absolute Häufigkeit des Genotyps Aabb in der n-ten Generation,
Y_n^* die absolute Häufigkeit des Genotyps aaBb in der n-ten Generation,
Z_n^* die absolute Häufigkeit des Genotyps aabb in der n-ten Generation.

Für die Ableitung allgemeiner Berechnungsformeln des relativen Anteils der homozygoten Individuen in der n-ten Generation werden aber nicht die absoluten Häufigkeiten der Genotypen herangezogen, sondern wie bei einem Anlagenpaar die absoluten Häufigkeiten der verschiedenen Paarungsmöglichkeiten.

Es bezeichne

A_n die absol. Häufigkeit des Paarungstyps AABB × AABB in der n-ten Generation,
B_n die absol. Häufigkeit des Paarungstyps AABB × AaBB in der n-ten Generation,
C_n die absol. Häufigkeit des Paarungstyps AABB × AABb in der n-ten Generation,
D_n die absol. Häufigkeit des Paarungstyps AABB × AaBb in der n-ten Generation,
K_n die absol. Häufigkeit des Paarungstyps AaBB × AaBB in der n-ten Generation,
L_n die absol. Häufigkeit des Paarungstyps AaBB × AABb in der n-ten Generation,
M_n die absol. Häufigkeit des Paarungstyps AaBB × AABb in der n-ten Generation,
S_n die absol. Häufigkeit des Paarungstyps AABb × AABb in der n-ten Generation,
T_n die absol. Häufigkeit des Paarungstyps AABb × AaBb in der n-ten Generation,
Z_n die absol. Häufigkeit des Paarungstyps AaBb × AaBb in der n-ten Generation.

Andere Paarungskombinationen sind nach Voraussetzung nicht möglich. Die zwischen den R_n^*, S_n^* ... einerseits und den A_n, B_n, ... Z_n andererseits bestehenden Beziehungen lassen sich aus folgendem Spaltungsschema ablesen.

Familie	Paarungskombination	Nachkommenzahl je Paarung (nicht nach Geschlechtern getrennt)								
		AABB	AaBB	AABb	AaBb	AAbb	aaBB	Aabb	aaBb	aabb
A	AABB × AABB	32								
B	AABB × AaBB	16	16							
C	AABB × AABb	16		16						
D	AABB × AaBb	8	8	8	8					
K	AaBB × AaBB	8	16				8			
L	AaBB × AABb	8	8	8	8					
M	AaBB × AaBb	4	8	4	8		4		4	
S	AABb × AABb	8		16		8				
T	AABb × AaBb	4	4	8	8	4		4		
Z	AaBb × AaBb	2	4	4	8	2	2	4	4	2

Es folgt

$$R_n^* = 32A_{n-1} + 16B_{n-1} + 16C_{n-1} + 8D_{n-1} + 8K_{n-1} + 8L_{n-1} + 4M_{n-1} + 8S_{n-1} + 4T_{n-1} + 2Z_{n-1}$$

$$S_n^* = 16B_{n-1} + 8D_{n-1} + 16K_{n-1} + 8L_{n-1} + 8M_{n-1} + 4T_{n-1} + 4Z_{n-1}$$

$$T_n^* = 16C_{n-1} + 8D_{n-1} + 8L_{n-1} + 4M_{n-1} + 16S_{n-1} + 8T_{n-1} + 4Z_{n-1}$$

$$U_n^* = 8D_{n-1} + 8L_{n-1} + 8M_{n-1} + 8T_{n-1} + 8Z_{n-1}$$

$$V_n^* = 8S_{n-1} + 4T_{n-1} + 2Z_{n-1}$$

$$W_n^* = 8K_{n-1} + 4M_{n-1} + 2Z_{n-1}$$

$$X_n^* = 4T_{n-1} + 4Z_{n-1}$$

$$Y_n^* = 4M_{n-1} + 4Z_{n-1}$$

$$Z_n^* = 2Z_{n-1}$$

Kennt man die A_{n-1}, B_{n-1}, ... Z_{n-1}, dann kennt man auch die R_n^*, ... Z_n^*. Für die A_n, B_n, ... lassen sich Rekursionsformeln aufstellen.

(A_n-Typ). Aus einer Paarung AABB × AABB in der n-ten Generation gehen 16 ♂ und 16 ♀ Nachkommen hervor. Diese führen in der nächsten Generation zu

256 Familien vom Typ AABB × AABB.

(B_n-Typ). Aus einer Paarung AABB × AaBB in der n-ten Generation gehen 8 ♂- und 8 ♀-AABB-, 8 ♂- und 8 ♀-AaBB-Individuen hervor. Diese führen in der nächsten Generation zu

64 Familien vom Typ AABB × AABB,
128 „ „ „ AABB × AaBB,
64 „ „ „ AaBB × AaBB.

(C_n-Typ). Aus einer Paarung AABB × AABb in der n-ten Generation gehen 8 ♂- und 8 ♀-AABB-, 8 ♂- und 8 ♀-AABb-Individuen hervor. Diese führen in der nächsten Generation zu

64 Familien vom Typ AABB × AABB,
128 „ „ „ AABB × AABb,
64 „ „ „ AABb × AABb.

(D_n-Typ). Aus einer Paarung AABB × AaBb in der n-ten Generation gehen 4 ♂- und 4 ♀-AABB-, 4 ♂- und 4 ♀-AaBB-, 4 ♂- und 4 ♀-AABb-, 4 ♂- und 4 ♀-AaBb-Individuen hervor.

Diese führen in der nächsten Generation zu

16 Familien vom Typ AABB × AABB,
32 „ „ „ AABB × AaBB,
32 „ „ „ AABB × AABb,
32 „ „ „ AABB × AaBb,
16 „ „ „ AaBB × AaBB,
32 „ „ „ AaBB × AABb,
32 „ „ „ AaBB × AaBb,
16 „ „ „ AABb × AABb,
32 „ „ „ AABb × AaBb,
16 „ „ „ AaBb × AaBb.

(K_n-Typ). Aus einer Paarung AaBB × AaBB in der n-ten Generation gehen 4 ♂- und 4 ♀-AABB, 8 ♂- und 8 ♀-AaBB-Individuen hervor. Diese führen in der nächsten Generation zu

16 Familien vom Typ AABB × AABB,
64 „ „ „ AABB × AaBB,
64 „ „ „ AaBB × AaBB.

(L_n-Typ). Aus einer Paarung AaBB × AABb in der n-ten Generation gehen 4 ♂- und 4 ♀-AABB-, 4 ♂- und 4 ♀-AaBB-, 4 ♂- und 4 ♀-AABb-, 4 ♂- und 4 ♀-AaBb-Individuen hervor. Diese führen in der nächsten Generation zu

16 Familien vom Typ AABB × AABB,
32 „ „ „ AABB × AaBB,
32 „ „ „ AABB × AABb,
32 „ „ „ AABB × AaBb,
16 „ „ „ AaBB × AaBB,
32 „ „ „ AaBB × AABb,
32 „ „ „ AaBB × AaBb,
16 „ „ „ AABb × AABb,
32 „ „ „ AABb × AaBb,
16 „ „ „ AaBb × AaBb.

(M_n-Typ). Aus einer Paarung AaBB × AaBb in der n-ten Generation gehen 2 ♂- und 2 ♀-AABB-, 4 ♂- und 4 ♀-AaBB-, 2 ♂- und 2 ♀-AABb-, 4 ♂- und 4 ♀-AaBb-, Individuen hervor. Diese führen in der nächsten Generation zu

4	Familien	vom	Typ	AABB × AABB,
16	„	„	„	AABB × AaBB,
8	„	„	„	AABB × AABb,
16	„	„	„	AABB × AaBb,
16	„	„	„	AaBB × AaBB,
16	„	„	„	AaBB × AABb,
32	„	„	„	AaBB × AaBb,
4	„	„	„	AABb × AABb,
16	„	„	„	AABb × AaBb,
16	„	„	„	AaBb × AaBb.

(S_n-Typ) Aus einer Paarung AABb × AABb in der n-ten Generation gehen 4 ♂- und 4 ♀-AABB-, 8 ♂- und 8 ♀-AABb-Individuen hervor. Diese führen in der nächsten Generation zu

16	Familien	vom	Typ	AABB × AABB,
64	„	„	„	AABB × AABb,
64	„	„	„	AABb × AABb.

(T_n-Typ). Aus einer Paarung AABb × AaBb in der n-ten Generation gehen 2 ♂- und 2 ♀-AABB-, 2 ♂- und 2 ♀-AaBB-, 4 ♂- und 4 ♀-AABb-, 4 ♂- und 4 ♀-AaBb-Individuen hervor. Diese führen in der nächsten Generation zu

4	Familien	vom	Typ	AABB × AABB,
8	„	„	„	AABB × AaBB,
16	„	„	„	AABB × AABb,
16	„	„	„	AABB × AaBb,
4	„	„	„	AaBB × AaBB,
16	„	„	„	AaBB × AABb,
16	„	„	„	AaBB × AaBb,
16	„	„	„	AABb × AABb,
32	„	„	„	AABb × AaBb,
16	„	„	„	AaBb × AaBb.

(Z_n-Typ). Aus einer Paarung vom Typ AaBb × AaBb in der n-ten Generation gehen 1 ♂- und 1 ♀-AABB-, 2 ♂- und 2 ♀-AaBB-, 2 ♂- und 2 ♀-AABb-, 4 ♂- und 4 ♀- AaBb-Individuen hervor. Diese führen in der nächsten Generation zu

1	Familie	vom	Typ	AABB × AABB,
4	Familien	„	„	AABB × AaBB,
4	„	„	„	AABB × AABb,
8	„	„	„	AABB × AaBb,
4	„	„	„	AaBB × AaBB,
8	„	„	„	AaBB × AABb,
16	„	„	„	AaBB × AaBb,
4	„	„	„	AABb × AABb,
16	„	„	„	AABb × AaBb,
16	„	„	„	AaBb × AaBb.

Unter Berücksichtigung der Häufigkeit, mit welcher die einzelnen Paarungstypen in der n-ten Generation vorkommen, ergibt sich folgendes Gleichungssystem:

$$\begin{aligned}
A_{n+1} &= 256\,A_n + 64\,B_n + 64\,C_n + 16\,D_n + 16\,K_n + 16\,L_n + 4\,M_n \\
&\quad + 16\,S_n + 4\,T_n + Z_n \\
B_{n+1} &= 128\,B_n + 32\,D_n + 64\,K_n + 32\,L_n + 16\,M_n + 8\,T_n + 4\,Z_n \\
C_{n+1} &= 128\,C_n + 32\,D_n + 32\,L_n + 8\,M_n + 64\,S_n + 16\,T_n + 4\,Z_n \\
D_{n+1} &= 32\,D_n + 32\,L_n + 16\,M_n + 16\,T_n + 8\,Z_n \\
K_{n+1} &= 64\,B_n + 16\,D_n + 64\,K_n + 16\,L_n + 16\,M_n + 4\,T_n + 4\,Z_n \\
L_{n+1} &= 32\,D_n + 32\,L_n + 16\,M_n + 16\,T_n + 8\,Z_n \\
M_{n+1} &= 32\,D_n + 32\,L_n + 32\,M_n + 16\,T_n + 16\,Z_n \\
S_{n+1} &= 64\,C_n + 16\,D_n + 16\,L_n + 4\,M_n + 64\,S_n + 16\,T_n + 4\,Z_n \\
T_{n+1} &= 32\,D_n + 32\,L_n + 16\,M_n + 32\,T_n + 16\,Z_n \\
Z_{n+1} &= 16\,D_n + 16\,L_n + 16\,M_n + 16\,T_n + 16\,Z_n
\end{aligned}$$

Die Anfangsbedingungen sind

$$Z_0 = 1,$$

alle anderen Werte sind Null. Auf Grund der Rekursionsformeln erhält man

$$\begin{array}{llll} A_1 = 1 & B_1 = 4 & C_1 = 4 & D_1 = 8 \\ K_1 = 4 & L_1 = 8 & M_1 = 16 & S_1 = 4 \\ & & T_1 = 16 & Z_1 = 16 \end{array}$$

Dies stimmt auch mit den aus der F_2-Verteilung sich ergebenden Werten überein. Wie aus dem Spaltungsschema ersichtlich ist, gilt

$$\begin{aligned} B_n &= C_n \\ D_n &= L_n \\ K_n &= S_n \\ M_n &= T_n \end{aligned}$$

Damit reduziert sich das ursprüngliche Gleichungssystem auf folgendes System:

$$\begin{aligned}
&(1) \quad A_{n+1} = 256\,A_n + 128\,B_n + 32\,D_n + 32\,K_n + 8\,M_n + Z_n \\
&(2) \quad B_{n+1} = 128\,B_n + 64\,D_n + 64\,K_n + 24\,M_n + 4\,Z_n \\
&(3) \quad D_{n+1} = 64\,D_n + 32\,M_n + 8\,Z_n \\
&(4) \quad K_{n+1} = 64\,B_n + 32\,D_n + 64\,K_n + 20\,M_n + 4\,Z_n \\
&(5) \quad M_{n+1} = 64\,D_n + 48\,M_n + 16\,Z_n \\
&(6) \quad Z_{n+1} = 32\,D_n + 32\,M_n + 16\,Z_n
\end{aligned}$$

Aus (6) ergibt sich

$$\begin{aligned}
32\,M_n &= Z_{n+1} - 32\,D_n - 16\,Z_n \\
M_n &= \frac{Z_{n+1}}{32} - \frac{Z_n}{2} - D_n \\
M_{n+1} &= \frac{Z_{n+2}}{32} - \frac{Z_{n+1}}{2} - D_{n+1}
\end{aligned}$$

In (5) eingesetzt:

$$\frac{Z_{n+2}}{32} - \frac{Z_{n+1}}{2} - D_{n+1} = 64\,D_n + \frac{3\,Z_{n+1}}{2} - 24\,Z_n - 48\,D_n + 16\,Z_n$$

$$\frac{Z_{n+2}}{32} - 2\,Z_{n+1} + 8\,Z_n = D_{n+1} + 16\,D_n \qquad \text{(I)}$$

Nach (3) ist

$$32\,M_n = D_{n+1} - 64\,D_n - 8\,Z_n$$

Für M_n den obigen Wert eingesetzt:

$$Z_{n+1} - 16\,Z_n - 32\,D_n = D_{n+1} - 64\,D_n - 8\,Z_n$$

$$Z_{n+1} - 8\,Z_n = D_{n+1} - 32\,D_n \qquad \text{(II)}$$

(I) — (II) gibt

$$\frac{Z_{n+2}}{32} - 2\,Z_{n+1} + 8\,Z_n - Z_{n+1} + 8\,Z_n = D_{n+1} + 16\,D_n - D_{n+1} + 32\,D_n$$

$$D_n = \frac{Z_{n+2}}{32 \cdot 48} - \frac{3\,Z_{n+1}}{48} + \frac{Z_n}{3}$$

$$D_{n+1} = \frac{Z_{n+3}}{32 \cdot 48} - \frac{3}{48}\,Z_{n+2} + \frac{Z_{n+1}}{3}$$

In (I) für D_n und D_{n+1} eingesetzt, ergibt

$$\frac{Z_{n+2}}{32} - 2\,Z_{n+1} + 8\,Z_n$$

$$= \frac{Z_{n+3}}{32 \cdot 48} - \frac{1}{16}\,Z_{n+2} + {}^1\!/_5\,Z_{n+1} + \frac{Z_{n+2}}{2 \cdot 48} - Z_{n+1} + \frac{16}{3}\,Z_n$$

$$\frac{Z_{n+3}}{32 \cdot 48} - \frac{1}{12}\,Z_{n+2} + \frac{4}{3}\,Z_{n+1} - \frac{8}{3}\,Z_n = 0$$

$$Z_{n+3} - 128\,Z_{n+2} + 2048\,Z_{n+1} - 4096\,Z_n = 0$$

das heißt, es ist

$$Z(n+3) - 128\,Z(n+2) + 2048\,Z(n+1) - 4096\,Z(n) = 0$$

Setzt man

$$Z(n) = r^n,$$

dann erhält man

$$r^{n+3} - 128\,r^{n+2} + 2048\,r^{n+1} - 4096\,r^n = 0$$

$$r^n(r^3 - 128\,r^2 + 2048\,r - 4096) = 0$$

$$r^3 - 128\,r^2 + 2048\,r - 4096 = 0$$

Die Lösungen der kubischen Gleichung sind

$$r_1 = \frac{329}{3}$$

$$r_2 = \frac{7}{3}$$

$$r_3 = \frac{48}{3}$$

$$Z_1(n) = r_1^n = \left(\frac{329}{3}\right)^n$$

$$Z_2(n) = r_2^n = \left(\frac{7}{3}\right)^n$$

$$Z_3(n) = r_3^n = \left(\frac{48}{3}\right)^n$$

Die allgemeine Lösung ist dann

$$P_n' = \frac{K_1' \cdot 329^n + K_2' \cdot 7^n + K_3' \cdot 48^n}{3^n}$$

wobei K_1', K_2', K_3' noch zu bestimmende Konstanten sind. Setzt man

$$P_n = K_1' \cdot 329^n + K_2' \cdot 7^n + K_3' \cdot 48^n,$$

dann ergibt sich

$$Z_n = \frac{P_n}{3^n}.$$

Es galt

$$D_n = \frac{Z_{n+2}}{32 \cdot 48} - \frac{3}{48} Z_{n+1} + {}^1/_3 Z_n$$

$$= \frac{P_{n+2}}{3^{n+2} \cdot 32 \cdot 48} - \frac{3 P_{n+1}}{48 \cdot 3^{n+1}} + \frac{P_n}{3^{n+1}}$$

$$D_n = \frac{P_{n+2} - 288 P_{n+1} + 4608 P_n}{1536 \cdot 3^{n+2}}$$

$$M_n = \frac{Z_{n+1}}{32} - \frac{Z_n}{2} - D_n$$

$$= \frac{P_{n+1}}{32 \cdot 3^{n+1}} - \frac{P_n}{2 \cdot 3^n} - \frac{P_{n+2} - 3^2 \cdot 2^5 \cdot P_{n+1} + 3^2 \cdot 2^9 P_n}{3^{n+3} \cdot 2^9}$$

$$= \frac{- P_{n+2}}{2^9 \cdot 3^{n+3}} + \frac{3 P_{n+1}}{3^{n+1} \cdot 2^5} - \frac{5 P_n}{2 \cdot 3^{n+1}}$$

$$M_n = \frac{- P_{n+2} + 432 P_{n+1} - 11520 P_n}{512 \cdot 3^{n+3}}$$

Bestimmung der Konstanten K_1', K_2', K_3':

Es gilt

$$3 Z_1 = 329 K_1' + 7 K_2' + 48 K_3'$$

$$1536 \cdot 3^3 D_1 = P_3 - 288 P_2 + 4608 P_1$$

$$= 5\,953\,913 K_1' + 18\,487 K_2' - 331\,776 K_3'$$

$$1536 \cdot 3^3 M_1 = - P_3 + 432 P_2 - 11\,520 P_1$$

$$= 7\,358\,743 K_1' - 59\,815 K_2' + 331\,776 K_3'$$

In dem vorliegenden Fall ist

$$D_1 = 8,\ M_1 = 16,\ Z_1 = 16.$$

Man erhält somit zur Bestimmung der K' folgende 3 Gleichungen:

$$329 K_1' + 7 K_2' + 48 K_3' - 48 = 0$$

$$5\,953\,913 K_1' + 18\,487 K_2' - 331\,776 K_3' - 331\,776 = 0$$

$$7\,358\,743 K_1' - 59\,815 K_2' + 331\,776 K_3' - 663\,552 = 0$$

Danach errechnet sich

$$K_1' = + 0{,}07639$$

$$K_2' = + 0{,}52352$$

$$K_3' = + 0{,}40006$$

Die Z_n, D_n und M_n lassen sich nach Kenntnis der K' in eine zur Berechnung einfachere Form umschreiben.

$$Z_n = \frac{P_n}{3^n} = \frac{K_1' \cdot 329^n + K_2' \cdot 7^n + K_3' \cdot 48^n}{3^n}$$

$$Z_n = 0{,}07639 \left(\frac{329}{3}\right)^n + 0{,}52352 \left(\frac{7}{3}\right)^n + 0{,}40006 \left(\frac{48}{3}\right)^n$$

$$D_n = \frac{P_{n+2} - 288 P_{n+1} + 4608 P_n}{1536 \cdot 3^{n+2}}$$

$$= \frac{K_1' \cdot 329^n}{1536 \cdot 3^{n+2}} (329^2 - 288 \cdot 329 + 4608)$$

$$+ \frac{K_2' \cdot 7^n}{1536 \cdot 3^{n+2}} (7^2 - 288 \cdot 7 + 4608) +$$

$$+\frac{K_3' \cdot 48^n}{1536 \cdot 3^{n+2}}(48^2 - 288 \cdot 48 + 4608) = \frac{K_1' \cdot 18\,097}{1536 \cdot 3^2}\left(\frac{329}{3}\right)^n$$
$$+\frac{K_2' \cdot 2641}{1536 \cdot 3^2}\left(\frac{7}{3}\right)^n - \frac{K_3' \cdot 6912}{1536 \cdot 3^2}\left(\frac{48}{3}\right)^n$$

$$D_n = 0{,}10000\left(\frac{329}{3}\right)^n + 0{,}10002\left(\frac{7}{3}\right)^n - 0{,}20003\left(\frac{48}{3}\right)^n$$

$$M_n = \frac{-P_{n+2} + 432\,P_{n+1} - 11\,520\,P_n}{512 \cdot 3^{n+3}}$$

$$= \frac{K_1'}{512 \cdot 3^3}\left(\frac{329}{3}\right)^n \cdot (-329^2 + 432 \cdot 329 - 11\,520)$$
$$+\frac{K_2'}{512 \cdot 3^3}\left(\frac{7}{3}\right)^n \cdot (-7^2 + 432 \cdot 7 - 11\,520)$$
$$+\frac{K_3'}{512 \cdot 3^3}\left(\frac{48}{3}\right)^n (-48^2 + 432 \cdot 48 - 11\,520)$$
$$= \frac{22\,367 \cdot K_1'}{512 \cdot 3^3}\left(\frac{329}{3}\right)^n - \frac{8545 \cdot K_2'}{512 \cdot 3^3}\left(\frac{7}{3}\right)^n + \frac{6912 \cdot K_3'}{512 \cdot 3^3}\left(\frac{48}{3}\right)^n$$

$$M_n = 0{,}12360\left(\frac{329}{3}\right)^n - 0{,}32360\left(\frac{7}{3}\right)^n + 0{,}20003\left(\frac{48}{3}\right)^n$$

Es bleiben nun noch die B_n, K_n und A_n zu bestimmen. Es war

(1) $B_{n+1} = 128\,B_n + 64\,D_n + 64\,K_n + 24\,M_n + 4\,Z_n$

(2) $K_{n+1} = 64\,B_n + 32\,D_n + 64\,K_n + 20\,M_n + 4\,Z_n$

Aus (2) folgt

$$B_{n+1} = \frac{K_{n+2}}{64} - \frac{D_{n+1}}{2} - K_{n+1} - \frac{5\,M_{n+1}}{16} - \frac{Z_{n+1}}{16}$$

In (1) eingesetzt, ergibt sich

$$K_{n+2} - 192\,K_{n+1} + 64^2\,K_n = 32\,D_{n+1} + 20\,M_{n+1}$$
$$- 16 \cdot 64\,M_n + 4\,Z_{n+1} - 256\,Z_n$$

$$K_{n+2} - 192\,K_{n+1} + 64^2\,K_n$$
$$= \frac{32\,P_{n+3}}{3 \cdot 2^9 \cdot 3^{n+3}} - \frac{32 \cdot 288 \cdot P_{n+2}}{3 \cdot 2^9 \cdot 3^{n+3}} + \frac{32 \cdot 4608 \cdot P_{n+1}}{3 \cdot 2^9 \cdot 3^{n+3}}$$
$$+\frac{20 \cdot 2^4 \cdot 3^3\,P_{n+2}}{3 \cdot 2^9 \cdot 3^{n+3}} - \frac{20\,P_{n+3}}{3 \cdot 2^9 \cdot 3^{n+3}} - \frac{20 \cdot 5 \cdot 2^8 \cdot 3^2 \cdot P_{n+1}}{3 \cdot 2^9 \cdot 3^{n+3}}$$
$$-\frac{2^{10} \cdot 2^4 \cdot 3^3\,P_{n+1}}{2^9 \cdot 3^{n+3}} + \frac{2^{10}\,P_{n+2}}{2^9 \cdot 3^{n+3}} + \frac{2^{10} \cdot 5 \cdot 2^8 \cdot 3^2\,P_n}{2^9 \cdot 3^{n+3}}$$
$$+\frac{2^{11} \cdot 3^2 \cdot P_{n+1}}{2^9 \cdot 3^{n+3}} - \frac{2^{17} \cdot 3^3 \cdot P_n}{2^9 \cdot 3^{n+3}}$$
$$= \frac{P_{n+3}}{2^7 \cdot 3^{n+3}} + \frac{2^4 \cdot 13\,P_{n+2}}{2^7 \cdot 3^{n+3}} - \frac{2^8 \cdot 3^2 \cdot 7^2\,P_{n+1}}{2^7 \cdot 3^{n+3}} + \frac{2^{15} \cdot 3^2 \cdot 7\,P_n}{2^7 \cdot 3^{n+3}}$$

$$K_{n+2} - 192\,K_{n+1} + 64^2\,K_n = g(n)$$

das heißt, es ist

$$K(n+2) - 192\,K(n+1) + 64^2\,K(n) = g(n)$$

Die entsprechende homogene Gleichung ist

$$K(n+2) - 192\,K(n+1) + 64^2\,K(n) = 0$$

Setzt man $K(n) = r^n$, dann ergibt sich die quadratische Gleichung

$$r^2 - 192\,r + 64^2 = 0$$

$$r_{\frac{1}{2}} = 96 \pm 32\sqrt{5}$$

$$K_1(n) = (96 + 32\sqrt{5})^n$$

$$K_2(n) = (96 - 32\sqrt{5})^n$$

Die allgemeine Lösung der homogenen Gleichung ist

$$K_4'(96 + 32\sqrt{5})^n + K_5'(96 - 32\sqrt{5})^n$$

wobei K_4' und K_5' noch zu bestimmende Konstanten sind. Eine partikuläre Lösung der inhomogenen Gleichung ist $K_0(n)$. Und es gilt

$$K_0(n+2) - 192\,K_0(n+1) + 64^2\,K_0(n) = g(n)$$

Es ist $g(n)$ von der Form

$$g(n) = k_1\left(\frac{329}{3}\right)^n + k_2\left(\frac{7}{3}\right)^n + k_3\left(\frac{48}{3}\right)^n$$

k_1, k_2, k_3 sind Konstante. Daraus ergibt sich für K_0 der Ansatz

$$K_0(n) = c_1\left(\frac{329}{3}\right)^n + c_2\left(\frac{7}{3}\right)^n + c_3\left(\frac{48}{3}\right)^n,$$

wobei die Konstanten c_1, c_2 und c_3 so zu bestimmen sind, daß

$$K_0(n+2) - 192\,K_0(n+1) + 64^2\,K_0(n) = g(n)$$

erfüllt ist.

$$g(n) = \frac{P_{n+3}}{2^7 \cdot 3^{n+3}} + \frac{2^4 \cdot 13\,P_{n+2}}{2^7 \cdot 3^{n+3}} - \frac{2^8 \cdot 3^2 \cdot 7^2\,P_{n+1}}{2^7 \cdot 3^{n+3}} + \frac{2^{15} \cdot 3^2 \cdot 7\,P_n}{2^7 \cdot 3^{n+3}}$$

$$= \frac{K_1' \cdot 329^n}{2^7 \cdot 3^{n+3}}(329^3 + 2^4 \cdot 13 \cdot 329^2 - 2^8 \cdot 3^2 \cdot 7^2 \cdot 329 + 2^{15} \cdot 3^2 \cdot 7)$$

$$+ \frac{K_2' \cdot 7^n}{2^7 \cdot 3^{n+3}}(7^3 + 2^4 \cdot 13 \cdot 7^2 - 2^8 \cdot 3^2 \cdot 7^2 \cdot 7 + 2^{15} \cdot 3^2 \cdot 7)$$

$$+ \frac{K_3' \cdot 48^n}{2^7 \cdot 3^{n+3}}(48^3 + 2^4 \cdot 13 \cdot 48^2 - 2^8 \cdot 3^2 \cdot 7^2 \cdot 48 + 2^{15} \cdot 3^2 \cdot 7)$$

$$= \frac{K_1' \cdot 329^n}{2^7 \cdot 3^{n+3}} \cdot 23\,047\,017 + \frac{K_2' \cdot 7^n}{2^7 \cdot 3^{n+3}} \cdot 1\,284\,647 +$$

$$+ \frac{K_3' \cdot 48^n}{2^7 \cdot 3^{n+3}} \cdot (-2\,764\,800)$$

$$g(n) = 509{,}42844\left(\frac{329}{3}\right)^n + 194{,}598378\left(\frac{7}{3}\right)^n - 320{,}04480\left(\frac{48}{3}\right)^n$$

$$K_0(n+2) - 192\,K_0(n+1) + 64^2\,K_0(n)$$

$$= c_1\left(\frac{329}{3}\right)^{n+2} + c_2\left(\frac{7}{3}\right)^{n+2} + c_3\left(\frac{48}{3}\right)^{n+2} - 192\,c_1\left(\frac{329}{3}\right)^{n+1}$$

$$- 192\,c_2\left(\frac{7}{3}\right)^{n+1} - 192\,c_3\left(\frac{48}{3}\right)^{n+1} + 64^2\,c_1\left(\frac{329}{3}\right)^n$$

$$+ 64^2\,c_2 \cdot \left(\frac{7}{3}\right)^n + 64^2\,c_3\left(\frac{48}{3}\right)^n$$

$$= \left(\frac{329}{3}\right)^n c_1\left[\left(\frac{329}{3}\right)^2 - 192\left(\frac{329}{3}\right) + 64^2\right] +$$

$$+\left(\frac{7}{3}\right)^n c_2\left[\left(\frac{7}{3}\right)^2-192\left(\frac{7}{3}\right)+64^2\right]$$
$$+\left(\frac{48}{3}\right)^n c_3\left[\left(\frac{48}{3}\right)^2-192\left(\frac{48}{3}\right)+64^2\right]$$
$$=\frac{-44399}{9}c_1\left(\frac{329}{3}\right)^n+\frac{32881}{9}c_2\left(\frac{7}{3}\right)^n+\frac{11520}{9}c_3\left(\frac{48}{3}\right)^n$$

Ist K_0 eine partikuläre Lösung, dann müssen die Koeffizienten von $\left(\frac{329}{3}\right)^n$, $\left(\frac{7}{3}\right)^n$, $\left(\frac{48}{3}\right)^n$ mit den entsprechenden von $g(n)$ übereinstimmen. Es muß sein

$$\frac{-44399}{9}c_1=509{,}428436$$
$$\frac{+32881}{9}c_2=194{,}598372$$
$$\frac{+11520}{9}c_3=-320{,}0448$$

Danach ergibt sich

$$c_1=-0{,}103265$$
$$c_2=+0{,}053264$$
$$c_3=-0{,}250035$$

Und

$$K_0(n)=-0{,}103265\left(\frac{329}{3}\right)^n+0{,}053264\left(\frac{7}{3}\right)^n-0{,}250035\left(\frac{48}{3}\right)^n$$

Die allgemeine Lösung der inhomogenen Gleichung

$$K(n+2)-192\,K(n+1)+64^2\,K(n)=g(n)$$

ist

$$K_0(n)+K_4'(96+32\sqrt{5})^n+K_5'(96-32\sqrt{5})^n$$

Folglich ist

$$K_n=K_0(n)+K_4'(96+32\sqrt{5})^n+K_5'(96-32\sqrt{5})^n$$
$$B_n=\frac{K_{n+1}}{64}-K_n-\frac{D_n}{2}-\frac{5}{16}M_n-\frac{1}{16}Z_n=\frac{K_0(n+1)-64\,K_0(n)}{64}$$
$$+\frac{K_4'(96+32\sqrt{5})^{n+1}+K_5'(96-32\sqrt{5})^{n+1}-64\,K_4'(96+32\sqrt{5})^n}{64}$$
$$-\frac{64\,K_5'(96-32\sqrt{5})^n}{64}-\frac{P_{n+2}}{2\cdot512\cdot3^{n+3}}+\frac{144\,P_{n+1}}{512\cdot3^{n+3}}-\frac{2304\,P_n}{512\cdot3^{n+3}}$$
$$+\frac{5\,P_{n+2}}{16\cdot512\cdot3^{n+3}}-\frac{5\cdot27\,P_{n+1}}{512\cdot3^{n+3}}+\frac{5\cdot720\,P_n}{512\cdot3^{n+3}}-\frac{864\cdot P_n}{512\cdot3^{n+3}}$$
$$=\varphi(n)+\psi(n)-\frac{P_{n+2}}{16\cdot512\cdot3^{n+2}}+\frac{3\,P_{n+1}}{512\cdot3^{n+2}}+\frac{144\,P_n}{512\cdot3^{n+2}}$$

$$K_0(n+1)-64\,K_0(n)$$
$$=-0{,}10327\left(\frac{329}{3}\right)^n\left(\frac{329}{3}-64\right)+0{,}05326\left(\frac{7}{3}\right)^n\left(\frac{7}{3}-64\right)+0{,}25004\left(\frac{48}{3}\right)^n$$
$$\left(-\frac{48}{3}+64\right)=-4{,}71577\left(\frac{329}{3}\right)^n-3{,}28461\left(\frac{7}{3}\right)^n+12{,}00168\left(\frac{48}{3}\right)^n$$

$$\varphi(n)=\frac{K_0(n+1)-64\,K_0(n)}{64}$$

$$\varphi(n) = -0{,}07368\left(\frac{329}{3}\right)^n - 0{,}05132\left(\frac{7}{3}\right)^n + 0{,}18753\left(\frac{48}{3}\right)^n$$

$$\psi(n) = \frac{1}{64}\Big[K_4'(96+32\sqrt{5})^{n+1} + K_5'(96-32\sqrt{5})^{n+1} - 64\,K_4'(96+32\sqrt{5})^n$$
$$- 64\,K_5'(96-32\sqrt{5})^n\Big]$$
$$= \frac{1}{64}\Big[K_4'(96+32\sqrt{5})^n(32+32\sqrt{5}) + K_5'(96-32\sqrt{5})^n(32-32\sqrt{5})\Big]$$

$$\psi(n) = \frac{1}{2}\Big[K_4'(96+32\sqrt{5})^n(1+\sqrt{5}) + K_5'(96-32\sqrt{5})^n(1-\sqrt{5})\Big]$$
$$\frac{-P_{n+2}+48\,P_{n+1}+2304\,P_n}{16\cdot 512\cdot 3^{n+2}}$$
$$= \frac{K_1'}{16\cdot 512\cdot 3^2}\left(\frac{329}{3}\right)^n\Big[-329^2+48\cdot 329+2304\Big]$$
$$+\frac{K_2'}{16\cdot 512\cdot 3^2}\left(\frac{7}{3}\right)^n\Big[-7^2+48\cdot 7+2304\Big]$$
$$+\frac{K_3'}{16\cdot 512\cdot 3^2}\left(\frac{48}{3}\right)^n\Big[-48^2+48\cdot 48+2304\Big]$$
$$= -0{,}09340\left(\frac{329}{3}\right)^n + 0{,}01840\left(\frac{7}{3}\right)^n + 0{,}01250\left(\frac{48}{3}\right)^n$$

Diesen letzten Ausdruck mit φ (n) zusammengefaßt, ergibt für B_n

$$B_n = -0{,}16709\left(\frac{329}{3}\right)^n - 0{,}03292\left(\frac{7}{3}\right)^n + 0{,}20003\left(\frac{48}{3}\right)^n + \psi(n)$$

Bestimmung der Konstanten K_4' und K_5':

Es ist

$$K_1 = K_0(1) + K_4'(96+32\sqrt{5}) + K_5'(96-32\sqrt{5})$$
$$= -0{,}10327\left(\frac{329}{3}\right) + 0{,}05326\left(\frac{7}{3}\right) - 0{,}25004\left(\frac{48}{3}\right)$$
$$+ K_4'(96+32\sqrt{5}) + K_5'(96-32\sqrt{5})$$
$$K_1 = -15{,}20101 + K_4'(96+32\sqrt{5}) + K_5'(96-32\sqrt{5})$$
$$B_1 = -0{,}16709\left(\frac{329}{3}\right) - 0{,}03292\left(\frac{7}{3}\right) + 0{,}20003\left(\frac{48}{3}\right) + \psi(1)$$
$$= -15{,}20003 + \psi(1)$$
$$\psi(1) = \frac{1}{2}\Big[K_4'(96+32\sqrt{5})(1+\sqrt{5}) + K_5'(96-32\sqrt{5})(1-\sqrt{5})\Big]$$
$$= K_4'(128+64\sqrt{5}) + K_5'(128-64\sqrt{5})$$

Damit wird

$$B_1 = -15{,}20003 + K_4'(128+64\sqrt{5}) + K_5'(128-64\sqrt{5})$$

In dem vorliegenden Fall ist $K_1 = B_1 = 4$; die Bestimmungsgleichungen für K_4' und K_5' sind demnach

$$K_4'(96+32\sqrt{5}) + K_5'(96-32\sqrt{5}) = 19{,}201006$$
$$K_4'(128+64\sqrt{5}) + K_5'(128-64\sqrt{5}) = 19{,}200030$$

Danach errechnen sich

$$K_4' - K_5' = \frac{-19{,}203934}{64\sqrt{5}}$$

$$K_4' + K_5' = \frac{+19{,}201982}{64}$$

$$K_4' = \frac{-19{,}20393 + 19{,}20198\sqrt{5}}{128\sqrt{5}}$$

$$K_5' = \frac{+19{,}20393 + 19{,}20198\sqrt{5}}{128\sqrt{5}}$$

Damit sind die B_n und K_n völlig bestimmt. Es bleibt nun noch A_n zu bestimmen.

Es ist

$$A_n = 256\,A_{n-1} + 128\,B_{n-1} + 32\,D_{n-1} + 32\,K_{n-1} + 8\,M_{n-1} + Z_{n-1}$$

$$\begin{aligned}
A_2 &= 256\,A_1 + 128\,B_1 + 32\,D_1 + 32\,K_1 + 8\,M_1 + Z_1 \\
&= 256\,A_1 + 128\left[-0{,}16709\left(\frac{329}{3}\right) - 0{,}03292\left(\frac{7}{3}\right) + 0{,}20003\left(\frac{48}{3}\right) + \psi(1)\right] \\
&\quad + 32\left[-0{,}10327\left(\frac{329}{3}\right) + 0{,}05326\left(\frac{7}{3}\right) - 0{,}25004\left(\frac{48}{3}\right)\right. \\
&\quad\quad \left. + K_4'(96 + 32\sqrt{5}) + K_5'(96 - 32\sqrt{5})\right] \\
&\quad + 32\left[0{,}10000\left(\frac{329}{3}\right) + 0{,}10002\left(\frac{7}{3}\right) - 0{,}20003\left(\frac{48}{3}\right)\right] \\
&\quad + 8\left[0{,}12360\left(\frac{329}{3}\right) - 0{,}32360\left(\frac{7}{3}\right) + 0{,}20003\left(\frac{48}{3}\right)\right] \\
&\quad + 1\left[0{,}07639\left(\frac{329}{3}\right) + 0{,}52352\left(\frac{7}{3}\right) + 0{,}40006\left(\frac{48}{3}\right)\right] \\
&= 256\,A_1 - 20{,}42608\left(\frac{329}{3}\right) - 1{,}37462\left(\frac{7}{3}\right) + 13{,}23410\left(\frac{48}{3}\right) \\
&\quad + 128\,\psi(1) + 32\,K_4'(96 + 32\sqrt{5}) + 32\,K_5'(96 - 32\sqrt{5})
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
A_3 &= 256^2\,A_1 - 256 \cdot 20{,}42608\left(\frac{329}{3}\right) - 256 \cdot 1{,}37462\left(\frac{7}{3}\right) + 256 \cdot 13{,}23410\left(\frac{48}{3}\right) \\
&\quad + 256 \cdot 128\,\psi(1) + 256 \cdot 32 \cdot K_4'(96 + 32\sqrt{5}) + 256 \cdot 32\,K_5'(96 - 32\sqrt{5}) \\
&\quad + 128\left[-0{,}16709\left(\frac{329}{3}\right)^2 - 0{,}03292\left(\frac{7}{3}\right)^2 + 0{,}20003\left(\frac{48}{3}\right)^2 + \psi(2)\right] \\
&\quad + 32\left[-0{,}10327\left(\frac{329}{3}\right)^2 + 0{,}05326\left(\frac{7}{3}\right)^2 - 0{,}25004\left(\frac{48}{3}\right)^2\right. \\
&\quad\quad \left. + K_4'(96 + 32\sqrt{5})^2 + K_5'(96 - 32\sqrt{5})^2\right] \\
&\quad + 32\left[0{,}10000\left(\frac{329}{3}\right)^2 + 0{,}10002\left(\frac{7}{3}\right)^2 - 0{,}20003\left(\frac{48}{3}\right)^2\right] \\
&\quad + 8\left[0{,}12360\left(\frac{329}{3}\right)^2 - 0{,}32360\left(\frac{7}{3}\right)^2 + 0{,}20003\left(\frac{48}{3}\right)^2\right] \\
&\quad + 1\left[0{,}07639\left(\frac{329}{3}\right)^2 + 0{,}52352\left(\frac{7}{3}\right)^2 + 0{,}40006\left(\frac{48}{3}\right)^2\right]
\end{aligned}$$

$$= 256^2 A_1 - 256 \cdot 20{,}42608 \left(\frac{329}{3}\right)^1 - 256 \cdot 1{,}37462 \left(\frac{7}{3}\right)^1$$
$$+ 256 \cdot 13{,}24410 \left(\frac{48}{3}\right)^1$$
$$- 20{,}42608 \left(\frac{329}{3}\right)^2 - 1{,}37462 \left(\frac{7}{3}\right)^2 + 13{,}23410 \left(\frac{48}{3}\right)^2$$
$$+ 256 \cdot 128\,\psi(1) + 256 \cdot 32\,K_4'(96 + 32\sqrt{5}) + 256 \cdot 32\,K_5'(96 - 32\sqrt{5})$$
$$+ 128\,\psi(2) + 32\,K_4'(96 + 32\sqrt{5})^2 + 32\,K_5'(96 - 32\sqrt{5})^2$$

Aus A_2 und A_3 kann man schon die auftretende Gesetzmäßigkeit erkennen. Allgemein ergibt sich

$$A_n = 256^{n-1} A_1 - 256^{n-2} \cdot 20{,}42608 \left(\frac{329}{3}\right)^1 - 256^{n-2} \cdot 1{,}37462 \left(\frac{7}{3}\right)^1$$
$$+ 256^{n-2} \cdot 13{,}23410 \left(\frac{48}{3}\right)^1$$
$$- 256^{n-3} \cdot 20{,}42608 \left(\frac{329}{3}\right)^2 - 256^{n-3} \cdot 1{,}37462 \left(\frac{7}{3}\right)^2$$
$$+ 256^{n-3} \cdot 13{,}23410 \left(\frac{48}{3}\right)^2$$
$$- \ldots$$
$$- 256^1 \cdot 20{,}42608 \left(\frac{329}{3}\right)^{n-2} - 256^1 \cdot 1{,}37462 \left(\frac{7}{3}\right)^{n-2}$$
$$+ 256^1 \cdot 13{,}23410 \left(\frac{48}{3}\right)^{n-2}$$
$$- 256^0 \cdot 20{,}42608 \left(\frac{329}{3}\right)^{n-1} - 256^0 \cdot 1{,}37462 \left(\frac{7}{3}\right)^{n-1}$$
$$+ 256^0 \cdot 13{,}23410 \left(\frac{48}{3}\right)^{n-1}$$

$$+ 256^{n-2} \cdot 128\,\psi(1) + 256^{n-2} \cdot 32\,K_4'(96 + 32\sqrt{5})^1$$
$$+ 256^{n-2} \cdot 32\,K_5'(96 - 32\sqrt{5})^1$$
$$+ 256^{n-3} \cdot 128\,\psi(2) + 256^{n-3} \cdot 32\,K_4'(96 + 32\sqrt{5})^2$$
$$+ 256^{n-3} \cdot 32\,K_5'(96 - 32\sqrt{5})^2$$
$$+ \ldots.$$
$$+ 256^1 \cdot 128\,\psi(n-2) + 256^1 \cdot 32\,K_4'(96 + 32\sqrt{5})^{n-2}$$
$$+ 256^1 \cdot 32\,K_5'(96 - 32\sqrt{5})^{n-2}$$
$$+ 256^0 \cdot 128\,\psi(n-1) + 256^0 \cdot 32\,K_4'(96 + 32\sqrt{5})^{n-1}$$
$$+ 256^0 \cdot 32\,K_5'(96 - 32\sqrt{5})^{n-1}$$

Die letzte Reihe von Ausdrücken in ψ, K_4', K_5' werde vorübergehend mit $R(\psi, K_4', K_5')$ bezeichnet.

$$A_n = 256^{n-1} A_1$$
$$- 20{,}42608 \left[256^{n-2}\left(\frac{329}{3}\right)^1 + 256^{n-3}\left(\frac{329}{3}\right)^2 + \ldots + 256\left(\frac{329}{3}\right)^{n-2} + \left(\frac{329}{3}\right)^{n-1}\right]$$
$$- 1{,}37462 \left[256^{n-2}\left(\frac{7}{3}\right)^1 + 256^{n-3}\left(\frac{7}{3}\right)^2 + \ldots + 256\left(\frac{7}{3}\right)^{n-2} + \left(\frac{7}{3}\right)^{n-1}\right] +$$

$$+13{,}23410\left[256^{n-2}\left(\frac{48}{3}\right)^{1}+256^{n-3}\left(\frac{48}{3}\right)^{2}+\ldots+256\left(\frac{48}{3}\right)^{n-2}+\left(\frac{48}{3}\right)^{n-1}\right]$$

$$+R\ (\psi,\ K_4',\ K_5')$$

$$=256^{n-1}A_1$$

$$-15{,}30793\cdot\frac{768^{n-1}-329^{n-1}}{3^{n-1}}-0{,}01264\cdot\frac{768^{n-1}-7^{n-1}}{3^{n-1}}$$

$$+0{,}88227\cdot\frac{768^{n-1}-48^{n-1}}{3^{n-1}}+R\ (\psi,\ K_4',\ K_5').$$

Es bleibt nun noch $R\ (\psi, K_4', K_5')$ umzuformen. Nach Definition ist

$$\psi(1)=\tfrac{1}{2}\left[K_4'(96+32\sqrt{5})^1(1+\sqrt{5})+K_5'(96-32\sqrt{5})^1(1-\sqrt{5})\right]$$

$$\psi(2)=\tfrac{1}{2}\left[K_4'(96+32\sqrt{5})^2(1+\sqrt{5})+K_5'(96-32\sqrt{5})^2(1-\sqrt{5})\right]$$

$$R(\psi,\ K_4',\ K_5')$$

$$=256^{n-2}\cdot 64\left[K_4'(96+32\sqrt{5})^1(1+\sqrt{5})+K_5'(96-32\sqrt{5})^1(1-\sqrt{5})\right]$$

$$+256^{n-2}\cdot 32\,K_4'(96+32\sqrt{5})^1+256^{n-2}\cdot 32\,K_5'(96-32\sqrt{5})^1$$

$$+256^{n-3}\cdot 64\left[K_4'(96+32\sqrt{5})^2(1+\sqrt{5})+K_5'(96-32\sqrt{5})^2(1-\sqrt{5})\right]$$

$$+256^{n-3}\cdot 32\,K_4'(96+32\sqrt{5})^2+256^{n-3}\cdot 32\,K_5'(96-32\sqrt{5})^2$$

$$+\ldots\ldots$$

$$+256^{1}\cdot 64\left[K_4'(96+32\sqrt{5})^{n-2}(1+\sqrt{5})+K_5'(96-32\sqrt{5})^{n-2}(1-\sqrt{5})\right]$$

$$+256^{1}\cdot 32\,K_4'(96+32\sqrt{5})^{n-2}+256^{1}\cdot 32\,K_5'(96-32\sqrt{5})^{n-2}$$

$$+256^{0}\cdot 64\left[K_4'(96+32\sqrt{5})^{n-1}(1+\sqrt{5})+K_5'(96-32\sqrt{5})^{n-1}(1-\sqrt{5})\right]$$

$$+256^{0}\cdot 32\,K_4'(96+32\sqrt{5})^{n-1}+256^{0}\cdot 32\,K_5'(96-32\sqrt{5})^{n-1}$$

$$=64(1+\sqrt{5})K_4'(96+32\sqrt{5})\frac{256^{n-1}-(96+32\sqrt{5})^{n-1}}{160-32\sqrt{5}}$$

$$+64(1-\sqrt{5})K_5'(96-32\sqrt{5})\frac{256^{n-1}-(96-32\sqrt{5})^{n-1}}{160+32\sqrt{5}}$$

$$+32\,K_4'(96+32\sqrt{5})\frac{256^{n-1}-(96+32\sqrt{5})^{n-1}}{160-32\sqrt{5}}$$

$$+32\,K_5'(96-32\sqrt{5})\frac{256^{n-1}-(96-32\sqrt{5})^{n-1}}{160+32\sqrt{5}}$$

$$=\frac{32\,K_4'(35+16\sqrt{5})}{5}(256^{n-1}-(96+32\sqrt{5})^{n-1})$$

$$+\frac{32\,K_5'(35-16\sqrt{5})}{5}(256^{n-1}-(96-32\sqrt{5})^{n-1})$$

Nun ist $A_1=1$, folglich

$$A_n=256^{n-1}-15{,}30793\cdot\frac{768^{n-1}-329^{n-1}}{3^{n-1}}-0{,}01264\cdot\frac{768^{n-1}-7^{n-1}}{3^{n-1}}$$

$$+0{,}88227\cdot\frac{768^{n-1}-48^{n-1}}{3^{n-1}}+32\,K_4'\frac{35+16\sqrt{5}}{5}(256^{n-1}-(96+32\sqrt{5})^{n-1})$$

$$+\frac{32\,K_5'(35-16\sqrt{5})}{5}(256^{n-1}-(96-32\sqrt{5})^{n-1}).$$

Anschließend seien noch einmal die Gleichungen, nach denen sich die Häufigkeit der verschiedenen Paarungstypen in der n-ten Generation berechnen läßt, zusammengestellt.

$$A_n = 256^{n-1} - 15{,}30793 \cdot \frac{768^{n-1} - 329^{n-1}}{3^{n-1}} - 0{,}01264 \cdot \frac{768^{n-1} - 7^{n-1}}{3^{n-1}}$$
$$+ 0{,}88227 \frac{768^{n-1} - 48^{n-1}}{3^{n-1}} + 32 K_4' \frac{(35+16\sqrt{5})}{5}(256^{n-1} - (96+32\sqrt{5})^{n-1})$$
$$+ 32 K_5' \frac{(35-16\sqrt{5})}{5}(256^{n-1} - (96-32\sqrt{5})^{n-1})$$

$$B_n = -0{,}16709 \left(\frac{329}{3}\right)^n - 0{,}03292 \left(\frac{7}{3}\right)^n + 0{,}20003 \left(\frac{48}{3}\right)^n$$
$$+ \tfrac{1}{2} [K_4'(96+32\sqrt{5})^n (1+\sqrt{5}) + K_5'(96-32\sqrt{5})^n (1-\sqrt{5})]$$

$$K_n = -0{,}10327 \left(\frac{329}{3}\right)^n + 0{,}05326 \left(\frac{7}{3}\right)^n - 0{,}25004 \left(\frac{48}{3}\right)^n$$
$$+ K_4'(96+32\sqrt{5})^n + K_5'(96-32\sqrt{5})^n$$

$$D_n = 0{,}10000 \cdot \left(\frac{329}{3}\right)^n + 0{,}10002 \left(\frac{7}{3}\right)^n - 0{,}20003 \left(\frac{48}{3}\right)^n$$

$$M_n = 0{,}12360 \cdot \left(\frac{329}{3}\right)^n - 0{,}32360 \left(\frac{7}{3}\right)^n + 0{,}20003 \left(\frac{48}{3}\right)^n$$

$$Z_n = 0{,}07639 \cdot \left(\frac{329}{3}\right)^n + 0{,}52352 \left(\frac{7}{3}\right)^n + 0{,}40006 \left(\frac{48}{3}\right)^n$$

Dabei ist

$$K_4' = \frac{-19{,}20393 + 19{,}20198\sqrt{5}}{128\sqrt{5}}$$
$$K_5' = \frac{+19{,}20393 + 19{,}20198\sqrt{5}}{128\sqrt{5}}$$

Die Berechnung der Klassenhäufigkeit werde für einen Fall durchgeführt. Es sei $n = 3$.

$$A_3 = 256^2 - 15{,}307928 \cdot \frac{768^2 - 329^2}{3^2} - 0{,}012644 \cdot \frac{768^2 - 7^2}{3^2}$$
$$+ 0{,}882274 \cdot \frac{768^2 - 48^2}{3^2}$$
$$+ 32 \cdot \frac{-19{,}203934 + 19{,}201982\sqrt{5}}{128\sqrt{5}} \cdot \frac{35+16\sqrt{5}}{5}(51\,200 - 64 \cdot 96\sqrt{5})$$
$$+ 32 \cdot \frac{19{,}203934 + 19{,}201982\sqrt{5}}{128\sqrt{5}} \cdot \frac{35-16\sqrt{5}}{5}(51\,200 + 64 \cdot 96\sqrt{5})$$
$$= 65\,536 - 819\,226,\ 1582 - 851,\ 89\,728 + 57\,576,\ 960$$
$$+ 32 \cdot 64\ (127 \cdot 9{,}600991 - 59 \cdot 9,\ 601967)$$
$$= 65\,536 - 819\,226,\ 1582 - 851,\ 89\,728 + 57\,576,\ 960$$
$$+ 1\,336\,954,\ 478\,592$$
$$= 639\,989$$

$$B_3 = -0{,}167085 \cdot 1\,318\,936{,}63 - 0{,}032924 \cdot 12{,}7037 + 0{,}200028 \cdot 4096$$
$$+ \frac{1}{2}\left[\frac{-19{,}203934 + 19{,}201982\sqrt{5}}{128\sqrt{5}} \cdot (96+32\sqrt{5})^3 (1+\sqrt{5})\right.$$
$$\left. + \frac{19{,}203934 + 19{,}201982\sqrt{5}}{128\sqrt{5}} \cdot (96-32\sqrt{5})^3 (1-\sqrt{5})\right]$$

$$= -220\,375 - 0{,}4 + 819 + {}^1/_2\,[393\,224 + 865\,092]$$
$$= 409\,602$$

$$D_3 = 0{,}100003 \cdot 1\,318\,936{,}63 + 0{,}100015 \cdot 12{,}7037 - 0{,}200028 \cdot 4096$$
$$= 131\,893{,}67 + 1{,}27 - 819{,}2$$
$$= 131\,075$$

$$M_3 = 0{,}123599 \cdot 1\,318\,936{,}63 - 0{,}323599 \cdot 12{,}7037 + 0.200028 \cdot 4096$$
$$= 163\,836$$

$$K_3 = -0{,}103265 \cdot 1\,318\,936{,}63 + 0{,}053264 \cdot 12{,}7037 - 0{,}250035 \cdot 4096$$
$$+ \frac{-19{,}203934 + 19{,}201982\sqrt{5}}{128\sqrt{5}}(96 + 32\sqrt{5})^3$$
$$+ \frac{+19{,}203934 + 19{,}201982\sqrt{5}}{128\sqrt{5}}(96 - 32\sqrt{5})^3$$
$$= -136\,199{,}991 + 0{,}677 - 1024{,}164 + 393\,224{,}61$$
$$= 256\,001$$

$$Z_3 = 0{,}07639 \cdot 1\,318\,936{,}63 + 0{,}5235 \cdot 12{,}7037 + 0{,}4 \cdot 4096$$
$$= 100\,754 + 7 + 1638$$
$$= 102\,399$$

Die absolute Häufigkeit der Genotypen ergibt sich zu

$$R_4^* = 32 \cdot 639\,990 + 32 \cdot 409\,602 + 16 \cdot 131\,075 + 16 \cdot 256\,001$$
$$+ 8 \cdot 163\,836 + 2 \cdot 102\,399 = 41\,295\,646$$

$$T_4^* = S_4^* = 16 \cdot 409\,602 + 16 \cdot 131\,075 + 16 \cdot 256\,001 + 12 \cdot 163\,836$$
$$+ 4 \cdot 102\,399 = 15\,122\,476$$

$$U_4^* = 16 \cdot 131\,075 + 16 \cdot 163\,836 + 8 \cdot 102\,399 = 5\,537\,768$$

$$V_4^* = W_4^* = 8 \cdot 256\,001 + 4 \cdot 163\,836 + 2 \cdot 102\,399 = 2\,908\,150$$

$$X_4^* = Y_4^* = 4 \cdot 163\,836 + 4 \cdot 102\,399 = 1\,064\,940$$

$$Z_4^* = 2 \cdot 102\,399 = 204\,798$$

Insgesamt ergeben sich

82 229 344 Genotypen, davon sind
47 316 744 oder
55,5 % homozygot.

Auf die Dominanthomozygoten entfallen
48,4 %.

Diese Werte stimmen mit den systematisch berechneten gut überein. Danach ergaben sich insgesamt 55,4 % Homozygote, wobei 48,3 % auf die Dominanthomozygoten entfielen.

In der folgenden Tabelle sind die sich für 2 Anlagenpaare ergebenden Werte bei Geschwisterpaarung + Selektion zusammengestellt. Zum Vergleich sind die entsprechenden Werte bei Einfachspaltung und die sich für ausschließliche Selektion ergebenden bei Zweifachspaltung herangezogen.

Es zeigt sich: Bei Geschwisterpaarung + Selektion ist im Falle der Zweifachspaltung ein stärkeres Anwachsen zu verzeichnen als im Monohybridfall. Stehen sich in der 1. Generation die reinerbigen Individuen noch im Verhältnis 2 : 1 gegenüber, dann ist dieses Verhältnis in der 4. Generation 15 : 11 und in der 9. Generation 24 : 23. Dieses stärkere Anwachsen bei 2 Anlagenpaaren entspricht dem Verhalten bei der Selektion (s. S. 20) und ist auch auf

Generation ($n = 1 = F_2$-Gen.)	Geschwisterpaarung + Selektion				Selektion	
	1 Anlagenpaar		2 Anlagenpaare		2 Anlagenpaare	
	% sämtlicher Homozygoten	% der Dominant-homozygoten	% sämtlicher Homozygoten	% der Dominant-homozygoten	% sämtlicher Homozygoten	% der Dominant-homozygoten
1	50,00	25,00	25,00	6,25	25,00	6,25
2	55,55	44,44	30,86	19,75	30,86	19,75
3	65,52	58,62	42,93	34,36	39,06	31,64
4	74,51	69,61	55,51	48,33	46,24	40,96
5	81,77	78,28	66,86	61,28	52,16	48,22
7	91,32	89,66	83,33	80,32	61,03	58,62
9	96,09	95,34	92,44	91,02	67,24	65,61
13	99,31	99,19	98,46	98,20	75,23	74,35

deren erhöhten Einfluß zurückzuführen. An der Zunahme der reinerbigen Individuen sind die Dominanthomozygoten sehr stark beteiligt. Entfallen zu Anfang 25% aller Homozygoten auf die Träger der Dominantanlagen, dann sind es nach 13 Generationen 99,7%. Ein Vergleich von Geschwisterpaarung + Selektion und Selektion allein führt bei zwei Anlagenpaaren zu den gleichen Ergebnissen wie bei 1 Anlagenpaar. Es ist in der 2. Generation der Anteil an reinerbigen Individuen in beiden Fällen gleich (30,86%). Die Inzucht wirkt sich noch nicht aus. Aber schon von der nächsten Generation an ist ein bedeutend stärkeres Anwachsen bei Inzucht + Selektion zu verzeichnen. Wie bei 1 Anlagenpaar ist die Znnahme in den 1. Generationen besonders stark. Zu der Inzuchtwirkung tritt ein erhöhter Einfluß der Selektion, der in späteren Generationen wieder zurückgeht.

In Abb. 3 ist die prozentuale Zunahme der reinerbigen Individuen bei Geschwisterpaarung + Selektion und Selektion graphisch dargestellt. Die anteilige Häufigkeit der Dominanthomozygoten ist jeweils miteingezeichnet.

Wie die Abbildung zeigt, steigt die Kurve für Geschwisterpaarung + Selektion fast geradlinig an, um bei etwa 75% umzubiegen und sich dann 100% asymptotisch zu nähern. Der Kurvenverlauf für die Dominanthomozygoten ist annähernd der gleiche. Von etwa der 14. Generation an ist der Verlauf der Kurve für sämtliche Homozygote fast geradlinig und stellt zugleich bis auf einen geringen Fehler die Zunahme der Dominanthomozygoten dar.

Auch die Kurven für die Selektion steigen zuerst etwas stärker an, aber schon von der 7. Generation an wird die relative Zunahme immer kleiner.

Die Kurve der Dominanthomozygoten nähert sich bald der Kurve, die sämtliche Homozygote darstellt; nach 20 Generationen sind 99,6% sämtlicher reinerbigen Individuen von dominantem Typus.

Aus der Abbildung geht ferner die große Überlegenheit der Geschwisterpaarung + Selektion gegenüber der Selektion hervor. Dies tritt besonders von der 7. Generation an klar hervor, wo bereits eine Differenz von rund 20% besteht, um dann in der 11. Generation auf 25% anzusteigen. Von hier ab wird die absolute Differenz wieder geringer. Die Kurve für Geschwisterpaarung + Selektion hat bald 100% erreicht und verläuft annähernd geradlinig, während die Kurve für die Selektion weiter langsam ansteigt. Wie flach die Kurve für die Selektion weiterhin verläuft, geht daraus hervor, daß **396** Generationen notwendig sind, damit der Bestand zu 99% aus reinerbigen Individuen besteht. Bei Geschwisterpaarung + Selektion werden dagegen zur Erreichung dieses selben Prozentsatzes an reinerbigen Individuen **nur 14** Gene-

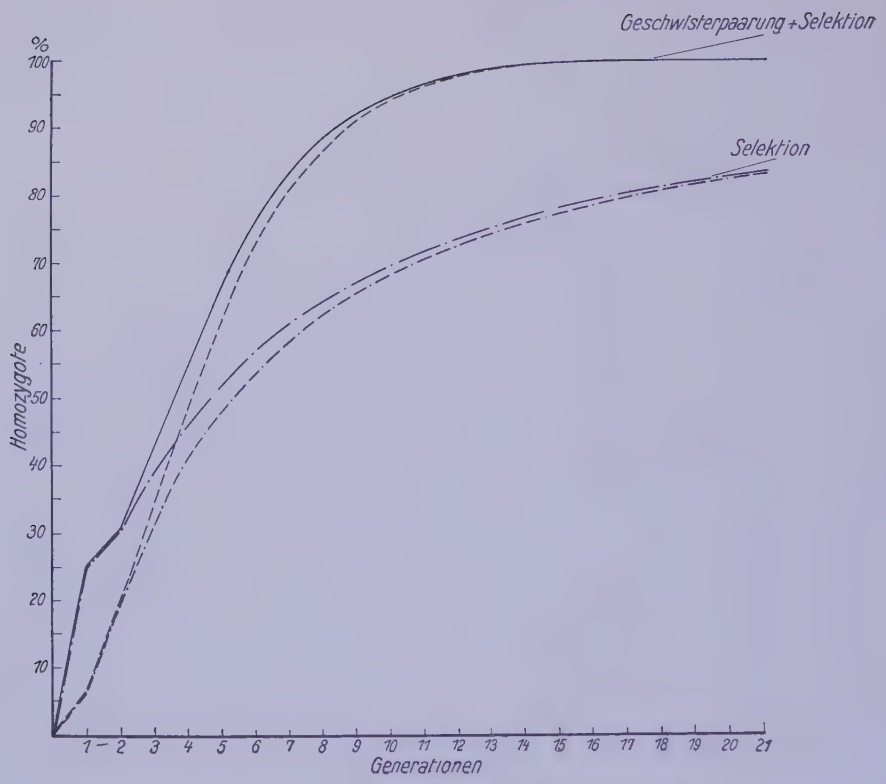


Abb. 3.

rationen benötigt. Das bedeutet einen Unterschied von 382 Generationen. Wie gewaltig dieser Unterschied aber ist, zeigt sich am besten, wenn man die Generationsdauer der einzelnen Tierarten berücksichtigt.

(Entsprechend der Tabelle für 1 Anlagenpaar.)

Tierart	Generationsdauer	Anzahl der Jahre, die notwendig sind, um 99 % Homozygote zu haben	
		Selektion	Geschwisterpaarung + Selektion
Warmblutpferd	5	1980	70
Kaltblutpferd	4	1584	56
Rind	3	1188	42
Schwein	$1^1/_2$	594	21
Schaf	2	792	28
Ziege	$1^1/_2$	594	21
Huhn	1	396	14
Huhn	$^1/_2$	198	7
Kaninchen	1	396	14

Es sind also bei der Selektion im theoretisch denkbaren Minimalfall bei einem Haustier 2 Jahrhunderte, im Maximalfall 2 Jahrtausende notwendig, damit der Tierbestand unter den gegebenen Voraussetzungen zu 99 % aus reinerbigen Individuen besteht. Dem stehen bei Geschwisterpaarung + Selektion 7 beziehungsweise 70 Jahre gegenüber. Das bedeutet für die Selektion rund die 28fache Zeit; bei 1 Anlagenpaar war die 16fache Zeit benötigt — eine Zu-

nahme um 75%. Legt man diese Erhöhung auch für weitere Anlagenpaare zu Grunde, dann würde bei 3 Anlagenpaaren die Selektion die 50fache Zeit benötigen, die die Geschwisterpaarung + Selektion braucht.

In der Tierzüchtung handelt es sich nun darum, einen in mehreren Anlagenpaaren homozygoten Bestand zu haben, denn die Leistungseigenschaften sind alle mehranlagig bedingt. Diese Aufgabe kann nach den obigen Ergebnissen praktisch niemals allein von der Selektion gelöst werden. Schon bei der Anwendung von Geschwisterpaarung + Selektion handelt es sich um eine Aufgabe auf längere Sicht. Werden doch schon beim Huhn im Falle der Zweifachspaltung 14 Jahre benötigt. Und dabei darf nicht vergessen werden, daß schon die engstmögliche Verwandtschaftspaarung mit gleichzeitig starker Selektion angenommen wurde. Besonders aber bei den größeren Haustieren wird eine so enge Verwandtschaftspaarung infolge der größeren Gefahr des Ausspaltens von homozygoten Trägern der Rezessivanlagen aus wirtschaftlichen Gründen nicht immer möglich sein. Je entfernter aber die Verwandtschaftspaarung ist, um so länger dauert es, bis alle Tiere in den dem Zuchtziel entsprechenden Erbanlagen homozygot sind. Aber auch in „Reinzuchten" können noch rezessive Ausspalter auftreten. Dies beruht einfach darauf, daß in den seltensten Fällen eine so hohe Nachkommenzahl erzielt wird, daß durch Selektion und Inzucht alle Tiere in den dem Zuchtziel entsprechenden Leistungsanlagen homozygot sind. Und ergibt sich auch theoretisch der Bestand zu 99% homozygot, dann ist immer noch 1% heterozygot und für einen Rezessivträger ist immer noch eine — wenn auch geringe — Chance da.

Aus dem oben Gesagten ergibt sich:

Mit der Selektion allein kann man praktisch keinen erbreinen Bestand erzielen. Der einzige absehbare Weg ist die Inzucht verknüpft mit Selektion. Die Aufgabe der Selektion ist es, die dem Zuchtziel am nächsten stehenden Phänotypen auszuwählen, um dann Verwandtschaftspaarungen vorzunehmen. Damit das wirtschaftliche Risiko nicht so groß ist, wird man zunächst milde Inzucht treiben, um dann bei Zuchtbewährung zu engeren Verwandtschaftspaarungen überzugehen.

Wesentlich leichter und schneller zum Ziel würde man kommen, wenn man nicht eine Auslese nach dem bloßen Phänotyp vornehmen würde, sondern eine solche nach dem Genotyp. Sowie man nur einige Individuen in ihren Erbanlagen als sicher erbrein erkannt haben würde, könnte man diese zum Ausgang einer „reinen Linie" im genetischen Sinne machen. Damit wird aber die Frage aufgeworfen: Wie kann der Genotyp eines Tieres erkannt werden und wann kann das Tier als sicher erbrein in den Dominantanlagen angesehen werden?

V. Berechnung der Wahrscheinlichkeit für Homozygotie von Dominanttypen bei Zweifachspaltung.

Zur Feststellung der Erbveranlagung eines Einzeltieres kann nur seine Nachzucht im Vergleich zu den angepaarten Tieren herangezogen werden. Dabei müssen möglichst solche Paarungen vorgenommen werden, bei denen die Wahrscheinlichkeit für das Ausspalten von Trägern der Rezessivanlagen bei Heterozygotie des Prüflings sehr groß ist. In der einschlägigen Literatur werden folgende Prüfungsverfahren angegeben:

1. Anpaarung an die rezessive Form.
2. Anpaarung an als sicher erkannte Heterozygote.
3. Anpaarung an eigene Nachkommen.

Nicht erwähnt wird die Geschwisterpaarung, obgleich sie eine noch bessere Prüfungsmöglichkeit bietet als die Eltern-Nachkommenpaarung. Für eine eventuelle Ausspaltung von Rezessivträgern bietet sie günstigere Möglichkeiten und soll daher auch in die folgenden Berechnungen mit einbezogen werden. Eine Anpaarung an die rezessive Form wird bei den Haustieren weniger in Frage kommen. Die Rezessivanlagen werden in den meisten Fällen nicht dem Zuchtziel entsprechen, und man würde sich durch solch eine Paarung eine praktisch unerwünschte Nachzucht ziehen. Es soll aber der Vollständigkeit halber auch für dieses Paarungssystem die notwendige Mindestnachkommenzahl, die zur Sicherstellung der Reinerbigkeit des zu prüfenden Tieres notwendig ist, berechnet werden.

Für ein Anlagenpaar sind die entsprechenden Berechnungen von Berge, Lauprecht und v. Patow durchgeführt worden. Abgesehen davon, daß Berge mit einer Wahrscheinlichkeit von 99%, Lauprecht und v. Patow mit einer solchen von 99,9% arbeiten, gelangt Berge zu seinen Ergebnissen unter Benutzung des Theorems von Bayes auf streng mathematischem Wege; v. Patow wirft diesem Verfahren vor, daß es nicht mit ganzen Individuenzahlen rechnet und darauf allein käme es in der Praxis an. Er benutzt die Methode des mittleren Fehlers und kommt so zu größeren Werten als Berge.

Lauprecht schlägt auch eine einfachere Berechnungsform vor, die darauf beruht, daß Spaltungswert und Individuenzahl eine geradlinige Funktion bilden. Seine so berechneten Werte stimmen gut mit den sich nach dem Bayes'schen Theorem ergebenden überein.

Auch in den folgenden, sich auf 2 Anlagenpaare beziehenden Untersuchungen soll der streng mathematische Weg eingeschlagen und mit einer Wahrscheinlichkeit von 99% gerechnet werden.

In dem Fall der Zweifachspaltung können hinter einem Dominantphänotyp vier verschiedene Genotypen verborgen sein: AABB, AaBB, AABb und AaBb. Und es entsteht die Frage, wieviel Nachkommen von nur dominantem Typus sind notwendig, um den zu prüfenden Dominantphänotyp als $2\times$ homozygot klassifizieren zu können.

Es sei

w_1 die Wahrscheinlichkeit dafür, daß das zu prüfende Tier vom Genotyp AABB ist;

w_2 die Wahrscheinlichkeit dafür, daß das zu prüfende Tier vom Genotyp AaBB ist;

w_3 die Wahrscheinlichkeit dafür, daß das zu prüfende Tier vom Genotyp AABb ist;

w_4 die Wahrscheinlichkeit dafür, daß das zu prüfende Tier vom Genotyp AaBb ist.

Ferner sei

p_1 die Wahrscheinlichkeit dafür, daß unter den Nachkommen nur Dominanttypen auftreten, wenn das zu prüfende Tier vom Genotyp AABB ist;

p_2 die Wahrscheinlichkeit dafür, daß unter den Nachkommen nur Dominanttypen auftreten, wenn das zu prüfende Tier vom Genotyp AaBB ist;

p_3 die Wahrscheinlichkeit dafür, daß unter den Nackkommen nur Dominanttypen auftreten, wenn das zu prüfende Tier vom Genotyp AABb ist;

p_4 die Wahrscheinlichkeit dafür, daß unter den Nachkommen nur Dominanttypen auftreten, wenn das zu prüfende Tier vom Genotyp AaBb ist.

Die Wahrscheinlichkeit für Homozygotie des zu prüfenden Tieres läßt sich nun sehr einfach nach dem Theorem von Bayes berechnen. Dieses lautet: Nehmen wir an, daß ein Ereignis sich aus einer von den verschiedenen Ursachen C_1, C_2 .. herleitet. Es sei p_i die Wahrscheinlichkeit dafür, daß C_i (vor dem Eintreffen des Ereignisses) auftritt, und P_i die Wahrscheinlichkeit dafür, daß, wenn die Ursache C_i auftritt, sie das Ereignis hervorruft. Dann ist die Wahrscheinlichkeit, daß C_i die wirkliche Ursache war

$$\frac{p_i P_i}{\Sigma_i p_i P_i}$$

Überträgt man das Theorem auf die vorliegenden Tatsachen, dann stellen die verschieden möglichen Genotypen des Prüflings die Ursachen C_i da, die w_i entsprechen den p_i im Theorem und die p_i hier entsprechen den P_i dort. Und die Wahrscheinlichkeit dafür, daß das zu prüfende Tier in beiden Anlagenpaaren homozygot ist, ergibt sich danach zu

$$W_{AABB} = \frac{w_1 p_1}{w_1 p_1 + w_2 p_2 + w_3 p_3 + w_4 p_4}$$

Anschließend soll nun für die verschiedenen Paarungssysteme die jeweils notwendige Mindestzahl von Nachkommen von nur dominantem Phänotyp bei einer W_{AABB} von 0,99 bestimmt werden.

1. Anpaarung des zu prüfenden Tieres an die doppeltrezessive Form.

In der F_2-Generation stehen sich die Dominantphänotypen im Verhältnis

$$AABB : AaBB : AABb : AaBb = 1 : 2 : 2 : 4$$

gegenüber. Da auch dieses Verhältnis sonst als das wahrscheinlichste anzusehen ist, wird es hier angenommen. Daraus ergibt sich aber

$$w_1 = \frac{1}{9}$$

$$w_2 = \frac{2}{9}$$

$$w_3 = \frac{2}{9}$$

$$w_4 = \frac{4}{9}$$

Bestimmung der p_i:

p_1: Ist der Prüfling reinerbig dominant, dann sind alle seine Nachkommen vom Genotyp AaBb — also vom dominanten Typus. Und es ist die Wahrscheinlichkeit, daß nur dominante Phänotypen unter den Nachkommen auftreten, 1.

$$p_1 = 1$$

Gehen nun aus einer Paarung m Nachkommen hervor und finden n Paarungen statt, dann ergibt sich nach dem Multiplikationssatz der Wahrscheinlichkeitsrechnung

$$p_1 = (1^m)^n$$

p_2: Ist der Prüfling vom Genotyp AaBB, dann gehen aus der Anpaarung an die doppeltrezessive Form 2 Sorten von Nachkommen hervor — AaBb- und aaBb-Individuen zu gleichen Teilen. Folglich ist

$$p_2 = 1/2$$

Nimmt man an, daß aus einer Paarung m Nachkommen hervorgehen und finden n Paarungen statt, dann erhält man

$$p_2 = \left(\left(1/2\right)^m\right)^n$$

p_3: Hier gilt das gleiche wie für p_2 — die Nachkommen AaBb und Aabb stehen im Verhältnis 1:1. Es ergibt sich

$$p_3 = 1/2,$$

beziehungsweise bei m Nachkommen je Paarung und n Paarungen

$$p_3 = \left(\left(1/2\right)^m\right)^n$$

p_4: Ist das zu prüfende Tier vom Genotyp AaBb, dann besteht bei Anpaarung an aabb-Individuen die Nachzucht aus

$1/4$ AaBb-, $1/4$ Aabb-, $1/4$ aaBb-, $1/4$ aabb-Individuen.

Folglich ist die Wahrscheinlichkeit für nur Dominantphänotypen in der Nachkommenschaft

$$p_4 = 1/4$$

Und bei m Nachkommen je Paarung und n Paarungen

$$p_4 = \left(\left(1/4\right)^m\right)^n$$

Die Wahrscheinlichkeit für Homozygotie des zu prüfenden Tieres in den Dominantanlagen ergibt sich danach zu

$$W_{AABB} = \frac{\frac{1}{9}}{\frac{1}{9}\cdot 1 + \frac{2}{9}\left(\frac{1}{2}\right)^{m\,.\,n} + \frac{2}{9}\left(\frac{1}{2}\right)^{m\,.\,n} + \frac{4}{9}\left(\frac{1}{4}\right)^{m\,.\,n}}$$

$$= \frac{1}{1 + 4\left(\frac{1}{2}\right)^{m\,.\,n} + 4\cdot\left(\frac{1}{4}\right)^{m\,.\,n}}$$

Setzt man $m = 1$, dann kann man die Anzahl der notwendigen Paarungen n bei uniparen Tieren bestimmen.

$m = 1$:

$$W_{AABB} = \frac{1}{1 + 4\left(\frac{1}{2}\right)^{n} + 4\left(\frac{1}{4}\right)^{n}}$$

$$\left(\frac{1}{2}\right)^n = S \text{ gesetzt}$$

$$W_{AABB} = \frac{1}{1 + 4S + 4S^2}$$

$$S^2 + S + \frac{W_{AABB} - 1}{4\,W_{AABB}} = 0$$

$W_{AABB} = 0{,}99$ gesetzt, ergibt für S den Wert

$$S = +\,0{,}0025189$$

Danach errechnet sich n zu

$$n = 8{,}632990$$

Dieselbe Sicherheit hat man, beziehungsweise würde bei multiparen Tieren eine Paarung mit 9 Nachkommen zu demselben Ergebnis führen.

Es folgt allgemein:

Bei der Anpaarung an die doppeltrezessive Form müssen wenigstens 9 Nachkommen von nur dominantem Typus vorhanden sein, um mit einer Wahr-

scheinlichkeit von $W_{AABB} = 0{,}99$ auf Reinerbigkeit in den Dominantanlagen bei dem zu prüfenden Tier schließen zu können. Es ist dabei gleichgültig, ob diese Nachkommen aus einer oder mehreren Paarungen des zu prüfenden Tieres hervorgegangen sind.

2. Anpaarung des zu prüfenden Tieres an in beiden Faktorenpaaren als sicher erkannte Heterozygote.

Es ist wieder

$$w_1 = \frac{1}{9},\ w_2 = w_3 = \frac{2}{9},\ w_4 = \frac{4}{9}$$

p_1: Ist der Prüfling reinerbig dominant, dann gehören auch alle seine Nachkommen nur dem Dominantphänotyp an. Es ist

$$p_1 = 1$$

Und bei n Paarungen mit je m Nachkommen

$$p_1 = (1^m)^n$$

p_2: Ist das zu prüfende Tier vom Genotyp AaBB, dann ergibt sich bei Anpaarung an ein AaBb-Individuum für die Nachzucht die Zusammensetzung

$$\frac{1}{8}\,\text{AABB},\ \frac{2}{8}\,\text{AaBB},\ \frac{1}{8}\,\text{AABb},\ \frac{2}{8}\,\text{AaBb},$$

$$^1/_8\,\text{aaBB und } ^1/_8\,\text{aaBb}$$

Das heißt, $^3/_4$ der Nachkommen gehören dem Dominantphänotyp an. Folglich

$$p_2 = {}^3/_4$$

Und bei m Nachkommen je Paarung und n Paarungen

$$p_2 = (({}^3/_4)^m)^n$$

p_3: Die Wahrscheinlichkeit für nur Dominanttypen unter der Nachzucht entspricht dem obigen Fall — die beiden Faktorenpaare haben nur ihre Rolle vertauscht. Es ist $p_3 = p_2$.

$$p_3 = {}^3/_4,$$

beziehungsweise

$$p_3 = (({}^3/_4)^m)^n$$

p_4: In diesem Fall ist das zu prüfende Tier vom Genotyp AaBb angenommen; es wird mit einem AaBb-Individuum gepaart. Dann ist aber die Wahrscheinlichkeit für nur dominante Typen unter der Nachzucht $\frac{9}{16}$

$$p_4 = \frac{9}{16},$$

beziehungsweise

$$p_4 = \left(\left(\frac{9}{16}\right)^m\right)^n$$

Die Wahrscheinlichkeit für Homozygotie des zu prüfenden Tieres in den Dominantanlagen ergibt sich zu

$$W_{AABB} = \frac{\frac{1}{9}\cdot 1}{\frac{1}{9}\cdot 1 + \frac{2}{9}\left(\left(\frac{3}{4}\right)^m\right)^n + \frac{2}{9}\left(\left(\frac{3}{4}\right)^m\right)^n + \frac{4}{9}\cdot\left(\left(\frac{9}{16}\right)^m\right)^n}$$

$$= \frac{1}{1 + 4\left(\left(\frac{3}{4}\right)^m\right)^n + 4\left(\left(\frac{9}{16}\right)^m\right)^n}$$

Wie groß muß n bei uniparen Tieren sein, damit mit einer Wahrscheinlichkeit von $W_{AABB} = 0{,}99$ auf Homozygotie des zu prüfenden Tieres geschlossen werden kann? Es sei $m = 1$.

$$W_{AABB} = \frac{1}{1 + 4\left(\frac{3}{4}\right)^n + 4\left(\frac{9}{16}\right)^n}$$

$(^3/_4)^n = S$ gesetzt, ergibt

$$W_{AABB} = \frac{1}{1 + 4S + 4S^2}$$

$$S^2 + S + \frac{W_{AABB} - 1}{4 W_{AABB}} = 0$$

$$S = + 0{,}0025189$$

Danach errechnet sich n zu

$$n = 20{,}800513$$

Wie aus der obigen Gleichung hervorgeht, können m und n ohne weiteres vertauscht werden.

Es ergibt sich somit:

Bei Anpaarung des zu prüfenden Tieres an in beiden Anlagenpaaren heterozygote Individuen müssen wenigstens 21 Nachkommen von nur dominantem Phänotyp gefallen sein, ehe man mit einer Wahrscheinlichkeit von $W_{AABB} = 0{,}99$ auf Homozygotie des zu prüfenden Tieres in den Dominantfaktoren schließen kann. Dabei ist es gleichgültig, ob diese Nachkommen aus 21 Paarungen — wie es bei uniparen Tieren der Fall sein muß — stammen oder aus weniger Paarungen mit mehreren Nachkommen je Paarung. Wesentlich ist nur, daß wenigstens 21 Nachkommen, die ausschließlich dem Dominantphänotyp angehören, vorhanden sind.

3. Die Anpaarung des zu prüfenden Tieres an seine eigenen Nachkommen.

Die Nachzucht, mit der das zu prüfende Tier gepaart wird, gehe sämtlichst aus der Anpaarung des Prüflings an Tiere vom Genotyp AABB hervor.

Es wird wieder angenommen

$$w_1 = \frac{1}{9},\ w_2 = \frac{2}{9},\ w_3 = \frac{2}{9},\ w_4 = \frac{4}{9}$$

p_1: Das zu prüfende Tier wird vom Genotyp AABB angenommen; dann gehört aber auch seine sämtliche Nachzucht nur dem Dominantphänotyp an. Folglich ist

$$p_1 = 1$$

Nimmt man an, daß aus einer Paarung m Nachkommen hervorgehen und sollen n Paarungen stattfinden, dann ist

$$p_1 = \left((1)^m\right)^n$$

p_2: Das zu prüfende Tier ist in diesem Fall vom Genotyp AaBB angenommen. Bei der Anpaarung an ein AABB-Individuum entstehen 2 genotypisch verschiedene Sorten von Nachkommen:

AABB und AaBB

Das Auftreten jedes einzelnen dieser Genotypen hat die Wahrscheinlichkeit $^1/_2$. Die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von nur Dominanttypen bei der Anpaarung des Prüflings an seine eigenen Nachkommen setzt sich daher aus 2 Möglichkeiten zusammen.

1. Der dem Prüfling angepaarte Nachkomme ist vom Genotyp AABB (Wahrscheinlichkeit dafür ist $^1/_2$), dann ist die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten von nur Dominanttypen unter der Nachzucht 1. Werden m Nachkommen je Paarung angenommen, dann ergibt sich diese Wahrscheinlichkeit zu 1^m. Und die Wahrscheinlichkeit dafür, daß der angepaarte Nachkomme vom Genotyp AABB und die sich aus der Paarung ergebende Nachzucht nur dem Dominanttypus angehört, ergibt sich als das Produkt der beiden Wahrscheinlichkeiten zu

$$^1/_2 \cdot 1^m$$

2. Der dem zu prüfenden Tier angepaarte Nachkomme ist vom Genotyp AaBB (Wahrscheinlichkeit dafür ist $^1/_2$). Die Wahrscheinlichkeit, daß aus der Anpaarung an den Prüfling (AaBB) nur Nachkommen vom Dominanttypus hervorgehen, ist $^3/_4$. Gehen aus einer Paarung m Nachkommen hervor, dann ist die Wahrscheinlichkeit für nur Dominantträger $(^3/_4)^m$. Und die Wahrscheinlichkeit, daß das angepaarte Tier vom Genotyp AaBB und aus der Anpaarung an den Prüfling nur Dominanttypen hervorgehen, wobei die Nachkommenzahl je Paarung m sei, ist

$$^1/_2 \cdot (^3/_4)^m$$

Die Wahrscheinlichkeit p_2 ergibt sich dann nach dem Additionssatz als Summe der beiden Einzelwahrscheinlichkeiten

$$p_2 = {}^1/_2 \cdot 1^m + {}^1/_2 \cdot (^3/_4)^m$$

Dies gilt für eine Paarung; werden n Paarungen vorgenommen, dann erhält man

$$p_2 = \left({}^1/_2 \cdot 1^m + {}^1/_2 \cdot (^3/_4)^m\right)^n$$

p_3: In diesem Fall ist der Prüfling vom Genotyp AABb angenommen. Die sich aus der Anpaarung an ein AABB-Individuum ergebende Nachzucht ist vom Genotyp AABB und AABb. Jeder Genotyp hat die Wahrscheinlichkeit $^1/_2$.

Es lassen sich hier die Überlegungen, die zur Bestimmung von p_2 führten, sinngemäß übertragen, so daß man erhält

$$p_3 = {}^1/_2 \cdot 1^m + {}^1/_2 \ (^3/_4)^m$$

Und bei n Paarungen mit je m Nachkommen

$$p_3 = \left({}^1/_2 \cdot 1^m + {}^1/_2 \cdot (^3/_4)^m\right)^n.$$

p_4: Für den Fall, daß der Prüfling vom Genotyp AaBb ist, ergeben sich bei Anpaarung an AABB-Individuen 4 genotypisch verschiedene Sorten von Nachkommen:

AABB, AaBB, AABb, AaBb

Jeder Genotyp hat die Wahrscheinlichkeit $^1/_4$. Und p_4 setzt sich aus 4 Einzelwahrscheinlichkeiten zusammen.

1. Der Prüfling wird mit Nachkommen vom Genotyp AABB (Wahrscheinlichkeit dafür ist $^1/_4$) gepaart. Die Wahrscheinlichkeit für Nachkommen von nur dominantem Typus ist 1. Und die Wahrscheinlichkeit dafür, daß der angepaarte Nachkomme vom Genotyp AABB und der sich aus der Paarung ergebende Nachkomme phänotypisch dem Dominanttypus angehört, ist

$$^1/_4 \cdot 1$$

Und bei m Nachkommen je Paarung

$$^1/_4 \cdot 1^m$$

2. Der Prüfling wird mit Nachkommen vom Genotyp AaBB (Wahrscheinlichkeit dafür ist $^1/_4$) gepaart. Für die sich aus der Anpaarung ergebende Nachzucht ergibt sich die Verteilung

1 AABB, 2 AaBB, 1 AABb, 2 AaBb, 1 aaBB, 1 aaBb

Folglich ist die Wahrscheinlichkeit für Nachkommen von nur dominantem Typus $^3/_4$. Die Wahrscheinlichkeit, daß der dem Prüfling angepaarte Nachkomme vom Genotyp AaBB ist und unter der Nachzucht nur Träger von Dominantanlagen auftreten, ergibt sich zu

$$^1/_4 \cdot {}^3/_4$$

Gehen aus einer Paarung m Nachkommen hervor, dann ist die Wahrscheinlichkeit

$$^1/_4 \cdot (^3/_4)^m$$

3. In diesem Fall wird das zu prüfende Tier an Nachkommen vom Genotyp AABb angepaart. Die Verhältnisse liegen wie bei 2, nur haben die Faktorenpaare ihre Rolle vertauscht. Die Wahrscheinlichkeit, daß der dem Prüfling angepaarte Nachkomme vom Genotyp AABb und die sich daraus ergebende Nachzucht nur dem Dominanttypus angehört, ist

$$^1/_4 \cdot {}^3/_4$$

und bei m Nachkommen je Paarung

$$^1/_4 \cdot (^3/_4)^m$$

4. In diesem Fall ist angenommen, daß das zu prüfende Tier an Nachkommen vom Genotyp AaBB angepaart wird. Die Wahrscheinlichkeit, daß die Nachzucht aus nur Dominanttypen besteht, ist $\frac{9}{16}$. Und die Wahrscheinlichkeit, daß der angepaarte Nachkomme vom Genotyp AaBb (Wahrscheinlichkeit dafür ist $^1/_4$) und in der Nachzucht nur Dominanttypen auftreten, ist

$$^1/_4 \cdot \frac{9}{16}$$

Werden m Nachkommen je Paarung angenommen, dann erhält man

$$^1/_4 \cdot \left(\frac{9}{16}\right)^m$$

p_4 ergibt sich danach als Summe der 4 Einzelwahrscheinlichkeiten.

$$p_4 = {}^1/_4 \cdot 1^m + {}^1/_4\ (^3/_4)^m + {}^1/_4\ (^3/_4)^m + {}^1/_4 \left(\frac{9}{16}\right)^m$$

Werden nun n Paarungen vorgenommen, dann ist die Wahrscheinlichkeit dafür, daß nur Dominanttypen unter der Nachzucht auftreten

$$p_4 = \left[{}^1/_4 \cdot 1^m + {}^1/_4\,(^3/_4)^m + {}^1/_4\,(^3/_4)^m + {}^1/_4 \left(\frac{9}{16}\right)^m\right]^n$$

Und die Wahrscheinlichkeit für Reinerbigkeit in den Dominantanlagen bei dem zu prüfenden Tier ergibt sich zu

$$W_{AABB} = \frac{\frac{1}{9} \cdot 1}{\frac{1}{9} \cdot 1^m + \frac{2}{9}\left[{}^1/_2 \cdot 1^m + {}^1/_2\,(^3/_4)^m\right]^n + \frac{2}{9}\left[{}^1/_2 \cdot 1^m + {}^1/_2\,(^3/_4)^m\right]^n + \frac{4}{9}\left[{}^1/_4 \cdot 1^m + {}^1/_4\,(^3/_4)^m + {}^1/_4\,(^3/_4)^m + {}^1/_4 \left(\frac{9}{16}\right)^m\right]^n}$$

$$= \frac{1}{1 + 4\left[{}^1/_2 + {}^1/_2\,(^3/_4)^m\right]^n + 4\left[{}^1/_4 + {}^1/_2\,(^3/_4)^m + {}^1/_4 \left(\frac{9}{16}\right)^m\right]^n}$$

Es sei $m = 1$ (Unipare Tiere)

$$W_{AABB} = \frac{1}{1 + 4\left(\frac{7}{8}\right)^n + 4\left(\frac{49}{64}\right)^n}$$

Wie groß muß n sein, damit eine

$$W_{AABB} = 0{,}99 \text{ erzielt wird?}$$

Setzt man $\left(\frac{7}{8}\right)^n = S$, dann ergibt sich

$$S^2 + S + \frac{W_{AABB} - 1}{4\, W_{AABB}} = 0$$

$$S = +\,0{,}0025189$$

Danach errechnet sich n zu

$$n = 44{,}812967$$

Es folgt: Bei uniparen Tieren müssen wenigstens 45 Nachkommen von nur dominantem Typus vorhanden sein, wenn man mit einer Wahrscheinlichkeit von 99% auf Homozygotie des zu prüfenden Tieres schließen will. Dabei ist angenommen, daß diese Nachkommen alle aus verschiedenen Elternpaarungen stammen. Es kann nun der Fall eintreten, daß eine Elternpaarung sich mehrmals wiederholt. Eine Kuh oder Stute kann 2- oder 3mal mit ihrem Vater gepaart werden. So entsteht die Frage, wieviel verschiedene Paarungen in diesem Fall notwendig sind.

m = 2:

$$W_{AABB} = \frac{1}{1 + 4\left[\frac{1}{2} + \frac{1}{2}\left(\frac{3}{4}\right)^2\right]^n + 4\left[\frac{1}{4} + \frac{1}{2}\left(\frac{3}{4}\right)^2 + \frac{1}{4}\left(\frac{9}{16}\right)^2\right]^n}$$

$\left[\frac{1}{2} + \frac{1}{2}\left(\frac{3}{4}\right)^2\right]^n = S$ gesetzt, gibt

$$W_{AABB} = \frac{1}{1 + 4S + 4S^2}$$

$$S = 0{,}0025189$$

$$\left(\frac{25}{32}\right)^n = 0{,}0025189$$

$$n = 24{,}24017$$

m = 3:

$$W_{AABB} = \frac{1}{1 + 4\left[\frac{1}{2} + \frac{1}{2}\left(\frac{3}{4}\right)^3\right]^n + 4\left[\frac{1}{4} + \frac{1}{2}\left(\frac{3}{4}\right)^3 + \frac{1}{4}\left(\frac{9}{16}\right)^3\right]^n}$$

$\left[\frac{1}{2} + \frac{1}{2}\left(\frac{3}{4}\right)^3\right]^n = S$ gesetzt, gibt

$$W_{AABB} = \frac{1}{1 + 4S + 4S^2}$$

$$S = 0{,}0025189$$

$$\left(\frac{91}{128}\right)^n = 0{,}0025189$$

$$n = 17{,}5394$$

In dem Fall, daß jede Eltern-Nachkommenpaarung zweimal vorkommt, sind wenigstens noch 25 verschiedene Paarungen notwendig; wiederholt sich jede Paarung dreimal, dann sind noch 18 verschiedene Anpaarungen zur Sicherstellung der Homozygotie bei dem zu prüfenden Tier erforderlich. Die theoretisch abgeleiteten Werte stimmen auch gut mit Wriedt's Angaben (diese beziehen sich auf 1 Anlagenpaar, s. Tab. S. 57) überein. Wriedt hat

bei seinen Untersuchungen auf rezessive Letalfaktoren beim Rind die Anpaarung von Bullen an ihre Töchter empfohlen, und die Paarung mit 20 Töchtern soll genügen, um praktische Sicherstellung zu haben. Diese Sicherstellung ist bei Wriedt dadurch gegeben, daß nur noch 1 Bulle auf 16 kommt, der homozygot ist und demnach bei Paarung mit 20 Töchtern den rezessiven Faktor nicht gezeigt hat.

Es entsteht nun die Frage, wieviel Paarungen sind bei multiparen Tieren notwendig.

$m = 10$:

$$W_{AABB} = \frac{1}{1 + 4[1/2 + 1/2\,(3/4)^{10}]^n + 4\left[1/4 + 1/2\,(3/4)^{10} + 1/4\left(\frac{9}{16}\right)^{10}\right]^n}$$

$[1/2 + 1/2\,(3/4)^{10}]^n = S$ gesetzt, ergibt

$$W_{AABB} = \frac{1}{1 + 4S + 4S^2}$$

$$S^2 + S + \frac{W_{AABB} - 1}{4\,W_{AABB}} = 0$$

$$S = 0{,}0025189$$

Danach errechnet sich

$$n = 9{,}373886$$

Nimmt man 10 Nachkommen je Paarung an, dann sind immer noch wenigstens 10 Prüfling-Nachkommenpaarungen notwendig, um mit einer Wahrscheinlichkeit von 99% auf Reinerbigkeit des Prüflings in den Dominantanlagen schließen zu können.

Nimmt man $m = 20$ an, dann ergibt sich

$$n = 8{,}672609.$$

Bei 20 Nachkommen je Paarung müssen noch immer wenigstens 9 Nachkommen dem zu prüfenden Tier angepaart werden (bei $m = 10$ war $n = 10$). Daraus geht hervor, daß bei steigender Nachkommenzahl je Paarung die Zahl der notwendigen Anpaarungen doch sehr langsam abnimmt. Es entsteht die Frage, ob wenigstens theoretisch die Nachkommenzahl aus einer Paarung genügen würde, um mit einer Wahrscheinlichkeit von 99% auf Homozygotie des zu prüfenden Tieres schließen zu können.

Es sei $n = 1$.

Dann ist

$$W_{AABB} = \frac{1}{1 + 4[1/2 + 1/2\,(3/4)^m] + 4\left[1/4 + 1/2\,(3/4)^m + 1/4\left(\frac{9}{16}\right)^m\right]}$$

Mit $m \to \infty$ geht $(3/4)^m \to 0$, $\left(\frac{9}{16}\right)^m \to 0$

Und

$$W_{AABB} \to \frac{1}{1 + 4 \cdot 1/2 + 4 \cdot 1/4} = 1/4$$

Nimmt man auch noch soviel Nachkommen von nur dominantem Typus bei einer einzigen Paarung an, man kommt dann nicht über eine Wahrscheinlichkeit von 25%.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Bei Anpaarung des zu prüfenden Tieres an seine eigenen Nachkommen müßten bei uniparen Tieren wenigstens 45 Nachkommen von nur dominantem Typus vorhanden sein, wenn man mit

einer Wahrscheinlichkeit von 99% auf Reinerbigkeit des zu prüfenden Tieres in den Dominantanlagen schließen will. Dabei ist angenommen, daß alle Nachkommen aus verschiedenen Elternpaarungen stammen. Wiederholt sich jede Paarung einmal, dann sind noch wenigstens 25 verschiedene Paarungen oder 50 Nachkommen notwendig, bei zweifacher Paarungswiederholung sind noch wenigstens 18 verschiedene Paarungen oder 54 Nachkommen notwendig. Aus dieser hohen Nachkommenzahl, die zur Prüfung der Erbveranlagung eines uniparen Tieres notwendig ist, geht hervor, daß dieser Prüfungsweg (Eltern-Nachkommenpaarung) nur für männliche Tiere gangbar ist. Eine Kuh kann höchstens 10 Kälber haben und die Zahl der Fohlen, die eine Stute haben kann, liegt im Durchschnitt auch nicht höher. Bei multiparen Tieren sind je nach der Nachkommenzahl pro Paarung die zur Sicherstellung der Homozygotie notwendigen Paarungen geringer. Werden 10 Nachkommen je Paarung angenommen, dann sind wenigstens 10 verschiedene Paarungen notwendig; werden 20 Nachkommen je Paarung angenommen, dann sind wenigstens 9 Paarungen notwendig. Nimmt man nur eine Paarung vor, dann kommt man auch bei noch so großer Nachkommenzahl nicht über eine Wahrscheinlichkeit von 25%.

4. Anpaarung des zu prüfenden Tieres an seine Vollgeschwister.

Es wird wieder angenommen

$$w_1 = \frac{1}{9},\quad w_2 = \frac{2}{9},\quad w_3 = \frac{2}{9},\quad w_4 = \frac{4}{9}$$

Auch für die dem zu prüfenden Tier angepaarten Geschwister werde die F_2-Verteilung angenommen

$$AABB : AaBB : AABb : AaBb = 1 : 2 : 2 : 4$$

Einem AABB-Individuum kommt somit die Wahrscheinlichkeit $\frac{1}{9}$ zu. Dies ist der für die Ausspaltung von Rezessivträgern günstigste Fall. In der Praxis wird der Fall, daß einem AABB-Individuum die Wahrscheinlichkeit $\frac{1}{9}$ zukommt, nur selten gegeben sein. Der Bestand befindet sich in der Regel im Selektionszustand und damit wird die Wahrscheinlichkeit, daß ein Dominantphänotyp homozygot ist, größer. Damit wird aber auch die Wahrscheinlichkeit für ein Herausspalten von Rezessivträgern geringer. Die auf Grund der oben angenommenen F_2-Verteilung sich ergebenden notwendigen Nachkommenzahlen stellen somit Mindestwerte dar.

Für jede Paarung bestehen 4 Möglichkeiten: Anpaarung an AABB-, AaBB-, AABb- oder AaBb-Geschwister. Infolgedessen ergeben sich auch alle p_i als Summen von 4 Einzelwahrscheinlichkeiten.

p_1: Das zu prüfende Tier ist vom Genotyp AABB angenommen.

1. Die Wahrscheinlichkeit, daß der angepaarte Geschwister vom Genotyp AABB ist, ist $\frac{1}{9}$, und die Wahrscheinlichkeit, daß sich aus der Paarung nur Nachkommen von dominantem Typus ergeben, ist 1. Die Wahrscheinlichkeit für das Eintreffen sowohl des einen als auch des anderen Ereignisses ist daher

$$\frac{1}{9} \cdot 1$$

Werden m Nachkommen je Paarung angenommen, dann ist die Wahrscheinlichkeit

$$\frac{1}{9} \cdot 1^m$$

2. Die Wahrscheinlichkeit, daß der dem zu prüfenden Tier angepaarte Geschwister vom Genotyp AaBB und die Nachzucht nur dem Dominanttypus angehört, ergibt sich zu

$$\frac{2}{9} \cdot 1$$

beziehungsweise bei m Nachkommen je Paarung

$$\frac{2}{9} \cdot 1^m$$

3. Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß der dem Prüfling angepaarte Geschwister vom Genotyp AABb und die Nachzucht nur dem Dominanttypus angehört, ist

$$\frac{2}{9} \cdot 1$$

beziehungsweise

$$\frac{2}{9} \cdot 1^m$$

4. Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß der dem zu prüfenden Tier angepaarte Geschwister vom Genotyp AaBb und die Nachzucht nur dem Dominanttypus angehört, ist

$$\frac{4}{9} \cdot 1$$

beziehungsweise bei m Nachkommen je Paarung

$$\frac{4}{9} \cdot 1^m$$

Danach ergibt sich

$$p_1 = \frac{1}{9} \cdot 1^m + \frac{2}{9} \cdot 1^m + \frac{2}{9} \cdot 1^m + \frac{4}{9} \cdot 1^m$$

$$p_1 = 1$$

p_2: Das zu prüfende Tier ist vom Genotyp AaBB angenommen.

1. Die Wahrscheinlichkeit, daß der angepaarte Geschwister vom Genotyp AABB ist, ist $\frac{1}{9}$ und die Wahrscheinlichkeit für nur Dominanttypen unter der Nachzucht ist 1. Folglich ist die Wahrscheinlichkeit, daß sowohl das eine als auch das andere eintritt

$$\frac{1}{9} \cdot 1$$

und bei m Nachkommen je Paarung

$$\frac{1}{9} \cdot 1^m$$

2. Die Wahrscheinlichkeit, daß der dem zu prüfenden Tier angepaarte Geschwister vom Genotyp AaBB $\left(\text{Wahrscheinlichkeit } \frac{2}{9}\right)$ ist, und die sich

daraus ergebende Nachzucht nur dem Dominanttypus angehört (Wahrscheinlichkeit $^3/_4$), ergibt sich zu

$$\frac{2}{9} \cdot {}^3/_4$$

Werden m Nachkommen je Paarung angenommen, dann ist die Wahrscheinlichkeit

$$\frac{2}{9} \cdot ({}^3/_4)^m$$

3. Die Wahrscheinlichkeit, daß der dem zu prüfenden Tier angepaarte Geschwister vom Genotyp AABb $\left(\text{Wahrscheinlichkeit } \frac{2}{9}\right)$ ist, und die sich daraus ergebende Nachzucht nur dem Dominanttypus angehört (Wahrscheinlichkeit 1), ergibt sich zu

$$\frac{2}{9} \cdot 1$$

und bei m Nachkommen je Paarung

$$\frac{2}{9} \cdot 1^m$$

4. Die Wahrscheinlichkeit, daß der dem Prüfling angepaarte Geschwister vom Genotyp AaBb $\left(\text{Wahrscheinlichkeit } \frac{4}{9}\right)$ ist, und die sich aus der Paarung ergebende Nachzucht nur dem Dominanttypus angehört (Wahrscheinlichkeit $^3/_4$), ergibt sich zu

$$\frac{4}{9} \cdot \frac{3}{4}$$

beziehungsweise

$$\frac{4}{9}\left(\frac{3}{4}\right)^m$$

Damit wird

$$p_2 = \frac{1}{9} \cdot 1 + \frac{2}{9}\left(\frac{3}{4}\right)^m + \frac{2}{9} \cdot 1 + \frac{4}{9}\left(\frac{3}{4}\right)^m$$

Und bei n Paarungen

$$p_2 = \left[{}^1/_3 + \frac{2}{3}\left(\frac{3}{4}\right)^m\right]^n$$

p_3: Das zu prüfende Tier ist vom Genotyp AABb angenommen.

1. Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß der dem Prüfling angepaarte Geschwister vom Genotyp AABB $\left(\text{Wahrscheinlichkeit } \frac{1}{9}\right)$ und die sich aus der Paarung ergebende Nachzucht nur dem Dominanttypus angehört (Wahrscheinlichkeit 1), ergibt sich zu

$$\frac{1}{9} \cdot 1$$

Und bei m Nachkommen je Paarung

$$\frac{1}{9} \cdot 1^m$$

2. Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß der dem Prüfling angepaarte Geschwister vom Genotyp AaBB $\left(\text{Wahrscheinlichkeit } \frac{2}{9}\right)$ und die sich daraus

ergebende Nachzucht nur dem Dominanttypus angehört (Wahrscheinlichkeit 1), ergibt sich zu

$$\frac{2}{9} \cdot 1$$

Und bei m Nachkommen je Paarung

$$\frac{2}{9} \cdot 1^m$$

3. Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß der dem Prüfling angepaarte Geschwister vom Genotyp AABb $\left(\text{Wahrscheinlichkeit } \frac{2}{9}\right)$ und die sich daraus ergebende Nachzucht nur dem Dominanttypus angehört (Wahrscheinlichkeit $^3/_4$), ergibt sich zu

$$\frac{2}{9} \cdot {}^3/_4$$

Und bei m Nachkommen je Paarung

$$\frac{2}{9} \cdot ({}^3/_4)^m$$

4. Die Wahrscheinlichkeit, daß der dem zu prüfenden Tier angepaarte Geschwister vom Genotyp AaBb $\left(\text{Wahrscheinlichkeit } \frac{4}{9}\right)$, ist und die sich daraus ergebende Nachzucht nur dem Dominanttypus angehört (Wahrscheinlichkeit $^3/_4$), ergibt sich zu

$$\frac{4}{9} \cdot {}^3/_4$$

Und bei m Nachkommen je Paarung

$$\frac{4}{9} \cdot ({}^3/_4)^m$$

Damit wird

$$p_3 = \frac{1}{9} \cdot 1^m + \frac{2}{9} \cdot 1^m + \frac{2}{9} \cdot ({}^3/_4)^m + \frac{4}{9} ({}^3/_4)^m$$

Werden n Paarungen vorgenommen, dann erhält man

$$p_3 = \left[{}^1/_3 + \frac{2}{3} ({}^3/_4)^m\right]^n$$

p_4: Das zu prüfende Tier ist vom Genotyp AaBb angenommen.

1. Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß der dem Prüfling angepaarte Geschwister vom Genotyp AABB und die Nachzucht nur dem Dominanttypus angehört, ist

$$\frac{1}{9} \cdot 1$$

beziehungsweise $\frac{1}{9} \cdot 1^m$ bei m Nachkommen je Paarung.

2. Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß der dem Prüfling angepaarte Geschwister vom Genotyp AaBB ist und die sich aus der Paarung ergebende Nachzucht nur dem Dominanttypus angehört (Wahrscheinlichkeit $^3/_4$), ergibt sich zu

$$\frac{2}{9} \cdot {}^3/_4$$

Und bei m Nachkommen je Paarung

$$\frac{2}{9} \cdot \left(\frac{3}{4}\right)^m$$

3. Die Verhältnisse liegen ähnlich wie bei 2, nur haben A und B ihre Rollen vertauscht. Folglich ergibt sich die Wahrscheinlichkeit zu

$$\frac{2}{9} \cdot \frac{3}{4}$$

beziehungsweise

$$\frac{2}{9} \cdot \left(\frac{3}{4}\right)^m$$

4. Die Wahrscheinlichkeit, daß der dem Prüfling angepaarte Geschwister vom Genotyp AaBb $\left(\text{Wahrscheinlichkeit } \frac{4}{9}\right)$ ist und die sich daraus ergebende Nachzucht nur dem Dominanttypus angehört $\left(\text{Wahrscheinlichkeit } \frac{9}{16}\right)$, ergibt sich zu

$$\frac{4}{9} \cdot \frac{9}{16}$$

Und bei m Nachkommen je Paarung

$$\frac{4}{9} \cdot \left(\frac{9}{16}\right)^m$$

Damit ergibt sich p_4 zu

$$p_4 = \frac{1}{9} \cdot 1^m + \frac{2}{9}(3/4)^m + \frac{2}{9}(3/4)^m + \frac{4}{9}\left(\frac{9}{16}\right)^m$$

Werden n Paarungen vorgenommen, dann errechnet sich p_4 zu

$$p_4 = \left[\frac{1}{9} + \frac{4}{9}\left(\frac{3}{4}\right)^m + \frac{4}{9}\left(\frac{9}{16}\right)^m\right]^n$$

Die Wahrscheinlichkeit für Reinerbigkeit des zu prüfenden Tieres in den Dominantanlagen ist danach

$$W_{AABB} = \frac{\frac{1}{9} \cdot 1}{\frac{1}{9} \cdot 1 + \frac{2}{9}\left[\frac{1}{3} + \frac{2}{3}\left(\frac{3}{4}\right)^m\right]^n + \frac{2}{9}\left[\frac{1}{3} + \frac{2}{3}\left(\frac{3}{4}\right)^m\right]^n + \frac{4}{9}\left[\frac{1}{9} + \frac{4}{9}\left(\frac{3}{4}\right)^m + \frac{4}{9}\left(\frac{9}{16}\right)^m\right]^n}$$

$$= \frac{1}{1 + 4\left[\frac{1}{3} + \frac{2}{3}\left(\frac{3}{4}\right)^m\right]^n + 4\left[\frac{1}{9} + \frac{4}{9}\left(\frac{3}{4}\right)^m + \frac{4}{9}\left(\frac{9}{16}\right)^m\right]^n}$$

$\left[\frac{1}{3} + \frac{2}{3}\left(\frac{3}{4}\right)^m\right]^n = S$ gesetzt, ergibt

$$W_{AABB} = \frac{1}{1 + 4S + 4S^2}$$

$$S^2 + S + \frac{W_{AABB} - 1}{4\,W_{AABB}} = 0$$

$$S = 0{,}0025189$$

Wieviel Paarungen n sind bei uniparen Tieren notwendig, um mit einer Wahrscheinlichkeit von 99% auf Reinerbigkeit in den Dominanten schließen zu können?

$m = 1$:

Dann ergibt sich

$$\left(\frac{5}{6}\right)^m = S \quad \text{oder}$$

$$n = 32{,}820784$$

Bei uniparen Tieren müßten die Nachkommen von wenigstens 33 verschiedenen Geschwisterpaarungen dem Dominanttypus angehören, wenn man mit einer $W_{AABB} = 0{,}99$ auf Homozygotie des Prüflings schließen will. Ein unipares Tier kann aber niemals 33 Vollgeschwister, die dazu noch von entgegengesetztem Geschlecht sein müßten, haben. Es kann niemals ein unipares Tier auf diesem Wege in bezug auf seine Reinerbigkeit geprüft werden. Das Ergebnis hat daher nur rein theoretischen Wert. Es fragt sich nun, wie liegt der Fall dann, wenn sich eine Paarung mehrmals wiederholt, das zu prüfende Tier 2- oder 3 mal seinen Geschwistern angepaart wird.
Es sei $m = 2$.

Dann ist

$$\left[\frac{1}{3} + \frac{2}{3}\left(\frac{3}{4}\right)^2\right]^n = S = 0{,}0025189$$

$$\left(\frac{17}{24}\right)^n = 0{,}0025189$$

$$n = 17{,}353$$

In dem Fall, daß das zu prüfende Tier jeweils zweimal mit seinen Geschwistern gepaart wird, sind immer noch 18 verschiedene Paarungen notwendig.
Es sei $m = 3$.

Dann ist

$$\left[\frac{1}{3} + \frac{2}{3}\left(\frac{3}{4}\right)^3\right]^n = S = 0{,}0025189$$

$$\left(\frac{59}{96}\right)^n = 0{,}0025189$$

$$n = 12{,}2921$$

Also auch in dem Fall zweimaliger Paarungswiederholung sind noch 13 Geschwister notwendig. Daraus geht hervor, daß die Geschwisterpaarung für die uniparen Tiere nicht als Prüfungsmethode in Frage kommt. Wenngleich nach v. Oettingen[1]) die Stute B. Flat 20 lebende Fohlen gebracht hat, so ist solche Fruchtbarkeit doch eine sehr große Seltenheit. Und legt man ein Geschlechtsverhältnis von 50% zugrunde, so würden sich auch in diesem außergewöhnlichen Fall erst 10 Geschwisterpaarungen ergeben.

Wie groß muß nun n bei multiparen Tieren sein?

$m = 10$:

$$S = \left[\frac{1}{3} + \frac{2}{3}\left(\frac{3}{4}\right)^{10}\right]^n$$

$$n = 6{,}172155$$

$m = 20$:

$$S = \left[\frac{1}{3} + \frac{2}{3}\left(\frac{3}{4}\right)^{20}\right]^n$$

$$n = 5{,}478339$$

Steigt die Zahl der Nachkommen je Paarung von 10 auf 20, dann nimmt die Anzahl der notwendigen Paarungen nur um 1 ab. Es entsteht die Frage, ob man theoretisch mit einer einzigen Paarung mit sehr vielen Nachkommen eine Wahrscheinlichkeit von 99% erzielen könnte.

$n = 1$:

---

[1]) v. Oettingen, Die Pferdezucht (S. 198). Berlin, Verlag von Paul Parey, 1921.

$$W_{AABB} = \frac{1}{1 + 4\left[\frac{1}{3} + \frac{2}{3}\left(\frac{3}{4}\right)^m\right] + 4\left[\frac{1}{9} + \frac{4}{9}\left(\frac{3}{4}\right)^m + \frac{4}{9}\left(\frac{9}{16}\right)^m\right]}$$

Mit $m \to \infty$ geht $\left(\frac{3}{4}\right)^m \to 0$, $\left(\frac{9}{16}\right)^m \to 0$

$$W_{AABB} \to \frac{1}{1 + 4 \cdot \frac{1}{3} + 4 \cdot \frac{1}{9}} = 0{,}36$$

Man würde also auch bei unendlich viel Nachkommen mit einer einzigen Geschwisterpaarung nicht über eine Wahrscheinlichkeit von 36% kommen.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Bei Anpaarung des zu prüfenden Tieres an seine Vollgeschwister müßten bei uniparen Tieren wenigstens 33 Nachkommen von nur dominantem Typus vorhanden sein, wenn man mit einer Wahrscheinlichkeit von 99% auf Reinerbigkeit des zu prüfenden Tieres in den Dominantanlagen schließen will. Dabei ist angenommen, daß das zu prüfende Tier mit jedem Geschwister nur einmal gepaart wird. Wird jede Paarung einmal wiederholt, dann sind noch 18 verschiedene Anpaarungen und damit 36 Nachkommen notwendig; bei 3maliger Paarung des zu prüfenden Tieres mit jedem Geschwister sind noch 13 andersgeschlechtliche Geschwister oder 39 Nachkommen erforderlich. Diese Geschwisterzahl wird bei uniparen Tieren aber nie errreicht, infolgedessen kann dieser Weg zur Genotypprüfung bei uniparen Tieren nicht eingeschlagen werden. Bei den multiparen Tieren richtet sich die Zahl der notwendigen Paarungen nach der Nachkommenzahl je Paarung. Gehen aus einer Paarung 10 Nachkommen hervor, dann sind noch wenigstens 7 Paarungen notwendig, bei 20 und mehr Nachkommen je Paarung wenigstens noch 6 Geschwisterpaarungen. Mit einer einzigen Geschwisterpaarung kommt man bei noch so großer Nachkommenzahl nicht über eine Wahrscheinlichkeit von 36%.

In der folgenden Tabelle soll die für die verschiedenen Paarungssysteme notwendige Zahl von Anpaarungen zusammengestellt werden und zum Vergleich die entsprechenden Werte für 1 Anlagenpaar herangezogen werden. Diese sind jeweils so errechnet, daß die Wahrscheinlichkeiten, die sich aus der F_2-Generation für die einzelnen Dominantphänotypen ergeben — also 1 AA : 2 Aa — zugrunde gelegt sind. (Die Zahlen der Tabelle weichen von jenen von Berge deshalb ab, weil letzterer für beide Dominantphänotypen die gleiche Wahrscheinlichkeit annimmt — Rückkreuzungsverteilung).

	Anzahl der notwendigen Nachkommen Anpaarung an die		Anzahl der notwendigen Anpaarungen										
			Vater-Tochterpaarung					Geschwisterpaarung				
			unipare Tiere			multipare Tiere		unipare Tiere			multipare Tiere	
	rezessive Form	sichere Heterozygoten	m=1	m=2	m=3	m=10	m=20	m=1	m=2	m=3	m=10	m=20
1 Anlagenpaar	8	19	40	22	16	9	8	30	16	11	6	5
2 Anlagenpaare	9	21	45	25	18	10	9	33	18	13	7	6

Aus der Zusammenstellung geht hervor, daß die für 2 Anlagenpaare notwendigen Paarungen nicht sehr stark von denen für 1 Anlagenpaar differieren. Bei den multiparen Tieren beträgt dieser Unterschied sogar nur 1 Paarung. Ferner zeigt sich: Sind bei den multiparen Tieren die sich je Paarung ergebenden Nachkommenzahlen ≥ 20, dann sind bei Vater-Tochterpaarung nur

etwa $^1/_5$, bei Geschwisterpaarung nur etwa $^1/_6$ der Paarungen notwendig wie bei uniparen Tieren, wenn man die gleiche Sicherstellung erzielen will. Die Anpaarung an sichere Heterozygote benötigt knapp die Hälfte der Nachkommen wie unipare Tiere bei Vater-Tochterpaarung und knapp $^2/_3$ der Nachkommen wie unipare Tiere bei Geschwisterpaarung. Die Anpaarung an sichere Heterozygote stellt zweifelsohne die — wenn man von der Anpaarung an Rezessive absieht — schnellste Prüfungsmöglichkeit dar. Eine sicher heterozygote Sau zweimal mit einem Eber gepaart, gibt schon Aufschluß über die Veranlagung des Ebers. Dies würde eine Zeit von rund 11 Monaten bedeuten, und dem ständen bei Vater-Tochterpaarung über 1 Generation oder rund 2 Jahre gegenüber. Und nimmt man an, daß zwei 7 Monate auseinanderliegende Würfe die notwendige Vollgeschwisterzahl liefern, dann kann bei der Vollgeschwisterpaarung schon 11 Monate nach Eintritt der Zuchtreife des Ebers (7 Monate Altersunterschied + 4 Monate Trächtigkeitsdauer) die Prüfung vorgenommen sein. Daraus ersieht man schon, daß sich theoretisch verhältnismäßig rasch die Erbreinheit eines Tieres feststellen läßt. In der Praxis treten aber Schwierigkeiten auf. Die Anpaarung an Heterozygote setzt voraus, daß man solche Tiere hat und sicher erkennt. Mit der Anpaarung an Vollgeschwister und bei Eltern-Nachkommenpaarung ist bei größeren Haustieren immer ein wirtschaftliches Risiko nach Maßgabe vorliegender Letal-, Semiletal- oder rezessiver Schwächungsanlagen verbunden. Diese Art der Prüfung ließ sich bisher nur bei Kleintieren — Hühnern und Kaninchen — durchführen, da hier das Einzeltier keinen so hohen Wert hat und die Generationsfolge rascher ist. Die allein für die uniparen Haustiere in Frage kommende Prüfungsmöglichkeit ist — das Nichtkennen von sicheren Heterozygoten vorausgesetzt — die Vater-Tochterpaarung. Bei den multiparen größeren Haustieren kann sowohl die Vater-Tochterpaarung als auch die Geschwisterpaarung in Anwendung gebracht werden. Dabei ist der Geschwisterpaarung der Vorzug zu geben, da hier die Prüfung in einem kürzeren Zeitraum erfolgen kann, und die Chance für die Ausspaltung unerwünschter Rezessivtiere nicht viel größer ist als bei Vater-Tochterpaarung. Es muß aber noch einmal hervorgehoben werden, daß die obigen Werte unter der Annahme errechnet wurden, daß der Bestand noch nicht selektiert ist, seine Zusammensetzung einer F_2-Population gleichkommt. Mit fortschreitender Selektion wird aber die Wahrscheinlichkeit, daß das zu prüfende Tier dominant-homozygot ist, größer, und wenn man die Geschwisterpaarung betrachtet, dann gilt für die Geschwister des Prüflings das gleiche. Damit wird aber die Wahrscheinlichkeit für das Ausspalten von Rezessivtieren geringer und die erforderliche Anzahl von Nachkommen- oder Elternpaarungen nimmt ständig zu. Eltern-Nachkommenpaarungen und Geschwisterpaarung können dann bei den größeren Haustieren nicht mehr die zur Sicherstellung des Prüflings erforderliche Nachkommenzahl stellen; dann bleibt für die größeren Haustiere nur noch die Anpaarung an die rezessive Form oder an sichere Heterozygote als einziger Prüfungsweg offen. Je stärker also ein Bestand durchselektiert und ingezüchtet ist, je mehr sich die Kurve, die den Prozentsatz der Homozygoten in dem Bestand darstellt, 100% nähert, um so schwerer wird die Genotypenprüfung.

Zusammenfassung.

Die Wege, die zur Erreichung homozygoter Bestände führen, sind die Inzucht und die Selektion.

In der bisher über das Inzuchtgeschehen vorliegenden Literatur ist der stets gleichzeitig wirksame Einfluß der Selektion mit einer Ausnahme (Robbins 21) unberücksichtigt gelassen.

Um zu einem möglichst exakten Vergleichsmaßstab zwischen Erwartung und Beobachtung bei Inzuchtversuchen zu kommen, muß die Selektion mit einbezogen werden.

Es wurde sowohl für 1 als auch 2 Anlagenpaare unter jeweiliger Aufstellung eines Systems von Differenzengleichungen die prozentuale Zunahme der reinerbigen Individuen bei Geschwisterpaarung + Selektion nach dem Dominantphänotyp ermittelt.

Zum Vergleich der anteiligen Häufigkeit der reinerbigen Individuen in den einzelnen Generationen wurde bei 1 Anlagenpaar die Selektion und die Geschwisterpaarung, bei 2 Anlagenpaaren nur die Selektion herangezogen.

Der Prozentsatz der homozygoten Individuen liegt bei Geschwisterpaarung + Selektion jeweils über dem bei ausschließlicher Selektion oder Geschwisterpaarung.

Um einen zu 99% homozygoten Bestand zu erhalten, sind im Falle der Monohybridspaltung bei Selektion 198 Generationen, bei Geschwisterpaarung 20 Generationen und bei Geschwisterpaarung + Selektion 12 Generationen notwendig; im Falle der Dihybridspaltung benötigt die Selektion 396 Generationen, die Geschwisterpaarung + Selektion 14 Generationen.

Bei Selektion nach dem Dominantphänotyp ist die zur Erreichung eines bestimmten Homozygotenprozentsatzes notwendige Generationenzahl eine lineare Funktion der Zahl der Anlagenpaare. Zum Beispiel gilt $y = 198\ x$; dabei bedeutet x die Zahl der Anlagenpaare und y die Anzahl der Generationen, die notwendig ist, damit der Bestand zu 99% aus Homozygoten besteht.

Die Schaffung erbreiner Bestände würde wesentlich begünstigt sein, wenn man einige erbreine Tiere kennen würde.

Zur Prüfung eines Tieres auf seine Erbveranlagung werden in der Literatur 1. Paarung an die rezessive Form, 2. Paarung an sichere Heterozygote und 3. Paarung an eigene Nachkommen angegeben. Für diese 3 Verfahren ist die notwendige Mindestzahl von Nachkommen von nur dominantem Phänotyp bei Monohybridspaltung bereits berechnet.

Es wurden die entsprechenden Werte für Dihybridspaltung errechnet und gleichzeitig die Geschwisterpaarung mit einbezogen.

Die sich für 2 Anlagenpaare ergebenden Werte liegen nur um ein Geringes höher als die entsprechenden bei einem Anlagenpaar. Bei Geschwisterpaarung werden weniger Anpaarungen benötigt als bei Eltern-Nachkommenpaarung; die erstere Form der Prüfung ist bei uniparen Tieren nicht durchführbar.

Abschließend kann man sagen, daß es durchaus möglich ist, auch bei den Haustieren erbreine Stämme in zum mindesten 2 Anlagenpaaren planmäßig herauszüchten. Gelingt es nicht, nach einem der entwickelten Genotypprüfungsverfahren einzelne in den gewünschten Erbanlagen erbreine Individuen festzustellen, so ist immer durch Inzucht und planmäßige Selektion — allerdings erst in durchschnittlich längerer Zeit — die Möglichkeit gegeben, solche in größerer Zahl zu erhalten. Für polyhybrid geartete Züchtungsaufgaben kann man eine Aufgabe nach der anderen lösen. Hat man z. B. einen Bestand

von der genetischen Konstitution AaBbCcDdEe, dann faßt man zunächst nur 2 Anlagenpaare ins Auge — etwa AaBb — und schafft sich die Tiere, welche in diesen beiden Faktorenpaaren homozygot sind — alle anderen merzt man. Nun geht man zu den nächsten 2 Faktorenpaaren — CcDd — über und züchtet auf die gleiche Weise AABBCCDD-Tiere. Der Zufall könnte es wollen, daß man gleichzeitig in dem Faktorenpaar EE homozygote Tiere erhält. Ist dies aber nicht der Fall, so kann man nun in höchstens 2 Schritten auch in dem Anlagenpaar EE homozygote Individuen herauszüchten. Also auch in dem Fall des Polyhybridismus kann man nach und nach erbreine Stämme erhalten. Wünschenswert wäre es allerdings, wenn man auch für den Fall der Mehranlagigkeit möglichst exakte Vergleichsmaßstäbe für die Beurteilung der Inzucht- und Auslesevorgänge haben würde. Es wird eine spätere Aufgabe sein, die prozentuale Zunahme der Homozygotie bei Geschwisterpaarung für 2 Anlagenpaare zu ermitteln und dieselben Untersuchungen auf 3 Anlagenpaare auszudehnen. Dann läßt sich vielleicht schon eine Abhängigkeit von der Anzahl der Anlagenpaare erkennen und der Prozentsatz der Homozygoten in einem Bestand bei Inzucht- und Selektionsversuchen als Funktion der Anzahl der Anlagenpaare und der Generationenzahl darstellen. Ferner wird es notwendig sein, die gleichen Untersuchungen unter verschiedenen Selektionsvoraussetzungen und auch für verschiedene Arten der Verwandtschaftspaarung durchzuführen. Schließlich ist bei all diesen Untersuchungen noch ein Moment unerwähnt geblieben: Es kann der Fall eintreten, daß mehrere Genpaare miteinander gekoppelt sind; folglich bleibt auch noch die Abhängigkeit vom Koppelungsgrad zu ermitteln.

Aus diesen kurzen Hinweisen geht schon hervor, daß die Mathematik noch viel Arbeit zu leisten hat, damit der Biologe das Rüstzeug erhält, welches er für eine exakte Beurteilung der überall wirksamen Inzucht- und Auslesevorgänge benötigt.

Schrifttum.

1. Berge, S., Die Wahrscheinlichkeit für Homozygotie (AA) der Dominanttypen bei vollständiger Dominanz in monohybridischen Spaltungen. (Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererb. 1, Bd. 58, 1931.) — 2. Bernstein, F., Variations- und Erblichkeitsstatistik. (Handb. d. Vererb.wiss. Bd. 1, Lief. 8, 1929.) — 3. East and Jones, Inbreeding and outbreeding. London 1919. — 4. Haldane, J. B. S., A mathematical theory of natural and artificial selection. (Transact. of the Cambridge Philosoph. Society Vol. 23, 1924 [a u. b]). — 5. Jennings, H. S., Formulae for the results of inbreeding. (The American Naturalist Vol. 43, 1914.) — 6. Ders., The numerical results of diverse systems of breeding. (Genetics 1, 1916.) — 7. Ders., The numerical results of diverse systems of breeding, with respect to two pairs of characters, linked or independent, with special relation to the effects of linkage. (Genetics 2, 1917). — 8. Krallinger, H. F., Angewandte Vererbungslehre für Tierzüchter. (Verlag Ulmer, Stuttgart 1937.) — 9. Kronacher, Genetik und Tierzüchtung. (Handb. d. Vererb.wiss. Bd. III, 1934). — 10. Lauprecht, E, Die Untersuchung der Erbanlagen von Einzeltieren an ihrer Nachkommenschaft in der züchterischen Praxis. (Archiv f. Geflügelkde. Jahrg. 5, 1931.) — 11. Mohr und Wriedt, Short spine, a new recessive lethal in cattle: with a comparison of the skeletal deformities in short-spine and in amputated calves. (Journ. of Genetics Vol. 22, 1930.) — 12. Niles, H. E., Correlation, Causation and Wright's Theory of „Path Coefficients". (Genetics 7, 1922). — 13. Nilsson-Ehle, Inzucht als Züchtungsmethode (Züchtungskunde 3, 1928). — 14. v. Patow, Die Berechnung der Wahrscheinlichkeit für Homozygotie von Dominanttypen in Theorie und Praxis. (Zeitschr. f. Tierzücht. Bd. 23, 1932. — 15. Pearl, R, A contribution towards an analysis of the problem of inbreeding. (The American Naturalist Vol. 47, 1913.) — 16. Ders, Studies on inbreeding IV. On a general formula for the constitution of the n th generation of a mendelian population in which all matings are of brother × sister. (The American Naturalist Vol. 48, 1914). — 17. Ders, Studies on inbreeding V. Inbreeding and relationship coefficients. (The American Naturalist Vol. 48, 1914.) — 18. Ders., On the results of inbreeding a mendelian population: A correction and extension of previous conclusions. (The American Naturalist Vol. 48, 1914). — 19. Ders., Studies on

inbreeding VI. Some further considerations regarding cousin and related kinds of mating. (The American Naturalist Vol. 49, 1915.) — 20. Ders., Studies on inbreeding VII. Some further considerations regarding the measurement and numerical expression of degrees of kinship. (The American Naturalist Vol. 51, 1917. — 21. Robbins, R. B., Some applications of mathematics to breeding problems. (Genetics 2, 1917). — 22. Ders, Selection through the choice of seeds from dominant plants of an allogamous population, (Genetics 7, 1922.) — 23. Schäfer, W., Über die Zunahme der Isozygotie (Gleicherbigkeit) bei fortgesetzer Bruder-Schwesterinzucht (Zeitschr. f. indukt. Abst. u. Ver. 1, Bd. 72, 1937). — 24. Wentworth and Remick, Some breeding properties of the generalized mendelian population. (Genetics 1, 1916). — 25. Wriedt and Mohr, Amputated, a recessive lethal in cattle, with a discussion on the bearing of lethal factors on the principles of livestock breeding. (Jour. of Genetics Vol. 19, 1928). — 26. Wright, S., Correlation and Causation, Part. I Method of Path Coefficients. (Journ. of agricultural research Vol. 20, 1920 [21]) — 27. Ders., Systems of Mating I. Biometric relations between parent and offspring. (Genetics 6, 1921.) — 28. Ders., Systems of Mating II. The effects of inbreeding on the genetic composition of a population (Genetics 6, 1921). — 29. Ders., Systems of Mating IV. The effects of selection. (Genetics 6. 1921). — 30. Ders., Systems of Mating V. General considerations. (Genetics 6, 1921). — 31. Ders., Coefficients of inbreeding and relationship. (American Naturalist Vol. 56, 1922). — 32. Ders., Mendelian analysis of the pure breeds of livestock. (Journ. of Heredity Vol. 14, 1923) — 33. Ders., The theory of path coefficients, a reply to Niles' Criticism. (Genetics 8, 1923.)

Meinem hochverehrten Lehrer und Chef, Herrn Professor Dr. Krallinger, schulde ich großen Dank für die Anregung zu dieser Arbeit; besonders aber danke ich ihm für das große Interesse, mit welchem er den Fortgang meiner Arbeiten verfolgt hat und für die wertvollen Ratschläge, mit welchen er mir unermüdlich zur Seite stand. Auch Herrn Professor Dr. Feigl möchte ich für die mir von seiner Seite immer bereitwilligst zuteil gewordene Unterstützung sowie manchen richtungsgebenden Hinweis meinen wärmsten Dank aussprechen.

Lebenslauf.

Am 7. Dezember 1907 wurde ich als Tochter des Konrektors i. R. Max Gruhn zu Opalenitza (ehemalige Provinz Posen) geboren. Nach dem Besuch der Volksschule meines Heimatortes besuchte ich von Ostern 1918 ab das Below-Knothe'sche Lyzeum zu Posen und vom 1. Juni 1920 ab das Oberlyzeum der Cecilienschule in Breslau. Am 15. März 1928 bestand ich die Reifeprüfung, und ich studierte anschließend an der Universität zu Breslau Mathematik und Naturwissenschaften. Am 20. Januar 1934 bestand ich die wissenschaftliche Prüfung und am 4. Februar 1936 die pädagogische Prüfung für das Lehramt an höheren Schulen. Seit dem 6. Februar 1936 bin ich am Institut für Tierzucht und Milchwirtschaft der Universität Breslau, Abteilung für angewandte Vererbungswissenschaft, beschäftigt.

Ruth Gruhn.